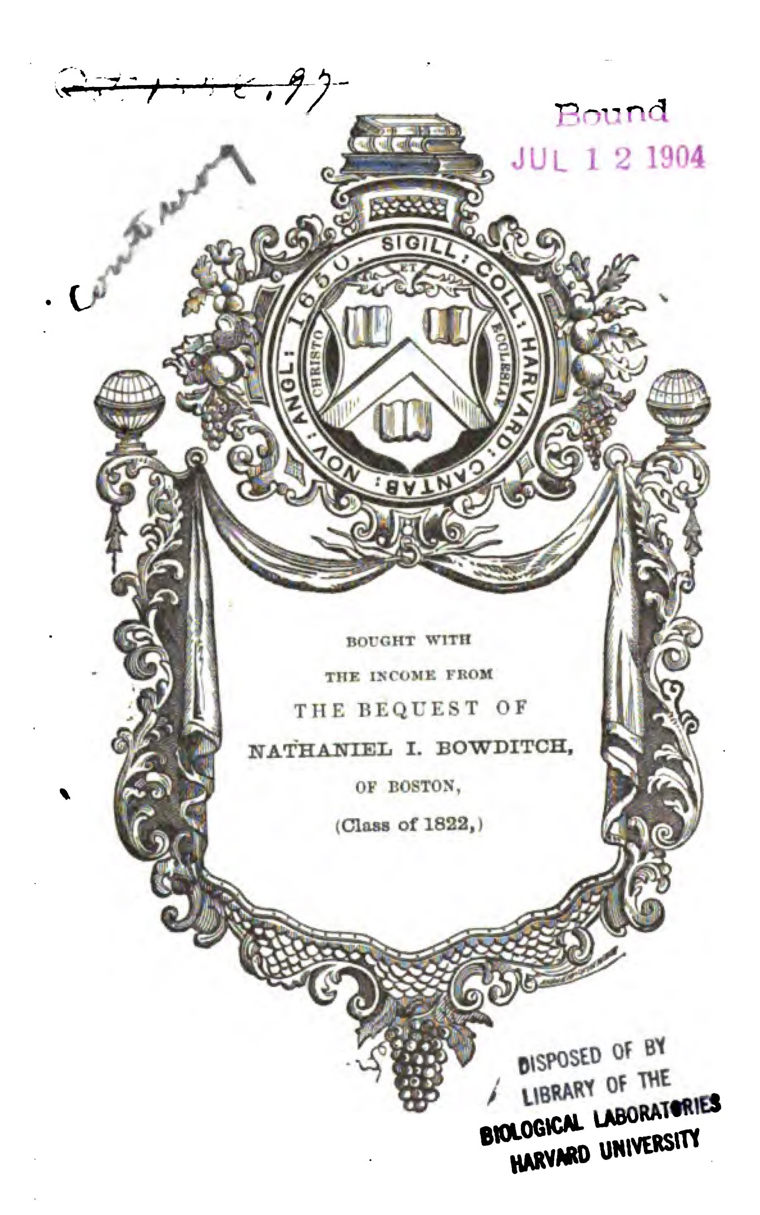
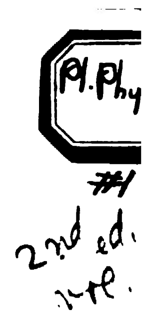







SIGILL: COLL: HARVARD: CANTAB: NOV: ANGL: 1650.
CHRISTO ET ECCLESIAE





PFLANZENPHYSIOLOGIE

EIN HANDBUCH

DER LEHRE VOM

STOFFWECHSEL UND KRAFTWECHSEL IN DER PFLANZE

VON

DR. W. PFEFFER

O. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

ZWEITE VÖLLIG UMGEARBEITETE AUFLAGE

ZWEITER BAND

KRAFTWECHSEL

2. HÄLFTE (BOGEN 23-62, SOWIE TITEL UND INHALT ZUM II. BAND)
MIT 60 ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1904

Verlag von **Wilhelm Engelmann in Leipzig.**

Das Pflanzenreich.

Regni vegetabilis conspectus.

Im Auftrage der Königl. preussischen Akademie der Wissenschaften herausgegeben von

A. Engler.

Lex. 8.

Das Pflanzenreich erscheint in einzelnen, für sich paginierten Heften. Jede Familie ist ein in sich abgeschlossenes Ganzes mit eigenem vollständigem Register. Text des systematischen Teiles in lateinischer Sprache. Familien von mehr als 2 Bogen Umfang bilden ein Heft für sich; kleinere werden in Heften von 2—4 Bogen vereinigt. Preis jedes Bogens ℳ —.80. — Durchschnittlich erscheinen jährlich 50 Bogen.

Bis jetzt sind erschienen:

Heft 1 (IV. 45.) **Musaceae** mit 62 Einzelbildern in 10 Figuren von **K. Schumann.** ℳ 2.80.
Heft 2 (IV. 8. u. 10.) **Typhaceae u. Sparganiaceae** mit 51 Einzelbildern in 9 Figuren von **P. Graebner.** ℳ 2.—.
Heft 3 (IV. 9.) **Pandanaceae** mit 193 Einzelbildern in 22 Figuren, darunter 4 Vollbilder, von **O. Warburg.** ℳ 5.60.
Heft 4 (IV. 101.) **Monimiaceae** mit 309 Einzelbildern in 28 Figuren von **Janet Perkins und E. Gilg.** ℳ 6.—.
Heft 5 (IV. 75. u. 76.) **Rafflesiaceae** mit 26 Einzelbildern in 13 Figuren und **Hydnoraceae** mit 9 Einzelbildern in 5 Figuren von **H. Graf zu Solms-Laubach.** ℳ 1.40.
Heft 6 (IV. 242.) **Symplocaceae** mit 65 Einzelbildern in 9 Figuren von **A. Brand.** ℳ 5.—.
Heft 7 (IV. 12.) **Naiadaceae** mit 71 Einzelbildern in 5 Figuren von **A. B. Rendle.** ℳ 1.20.
Heft 8 (IV. 163.) **Aceraceae** mit 49 Einzelbildern in 14 Figuren und 2 Verbreitungskarten von **F. Pax.** ℳ 5.—.
Heft 9 (IV. 236.) **Myrsinaceae** mit 470 Einzelbildern in 61 Figuren von **C. Mez.** ℳ 23.—.
Heft 10 (IV. 131.) **Tropaeolaceae** mit 91 Einzelbildern in 14 Figuren von **Fr. Buchenau.** ℳ 1.80.
Heft 11 (IV. 48.) **Marantaceae** mit 137 Einzelbildern in 23 Figuren von **K. Schumann.** ℳ 9.20.
Heft 12 (IV. 50.) **Orchidaceae-Pleonandrae** mit 157 Einzelbildern in 41 Figuren von **E. Pfitzer.** ℳ 6.80.
Heft 13 (IV. 30.) **Eriocaulaceae** mit 263 Einzelbildern in 40 Figuren von **W. Ruhland.** ℳ 14.80.
Heft 14 (IV. 193.) **Cistaceae** mit 179 Einzelbildern in 22 Figuren von **W. Grosser.** ℳ 8.20.
Heft 15 (IV. 236a.) **Theophrastaceae** mit 49 Einzelbildern in 7 Figuren von **Carl Mez.** ℳ 2.40.
Heft 16 (IV. 14, 15, 16.) **Scheuchzeriaceae, Alismataceae, Butomaceae** mit 201 Einzelbildern in 33 Figuren von **Fr. Buchenau.** ℳ 5.—.
Heft 17 (IV. 216.) **Lythraceae** mit 851 Einzelbildern in 59 Figuren von **E. Koehne.** ℳ 16.40.
Heft 18 (IV. 5.) **Taxaceae** mit 210 Einzelbildern in 24 Figuren von **R. Pilger.** ℳ 6.20.

Im Druck befinden sich:

Heft 19 (IV. 61.) **Betulaceae** von **H. Winkler.**
Heft 20 (IV. 46.) **Zingiberaceae** von **K. Schumann.**

Toxische Eigenschaften besitzen aber bekanntlich nicht nur die Electrolyte, bei denen, wie schon (II, p. 350) betont wurde, die Giftigkeit durch die Dissociationszerspaltung ebensogut verändert wird, wie bei der Zerspaltung eines Nichtelectrolyten. Auch bei den Electrolyten ist die Qualität des in der Lösung Bestehenden entscheidend, und demgemäss kommt z. B. dem complexen Ion Ferrocyan ein anderer Grad von toxischer Wirkung zu, als dem darin enthaltenen Eisen. Da nun der Regel nach die complexen Ionen der Metalle minder toxisch zu sein scheinen, als die einfachen Ionen, so wird die Giftigkeit der Metallsalze durch die Dissociation gesteigert. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass bei irgend einem Electrolyten das Gegentheil zutrifft, sowie ja auch durch die Zerspaltung eines Nichtelectrolyten in manchen Fällen wirksamere, in anderen Fällen minder wirksame Producte entstehen. Es ist ferner klar, dass eine an sich ungiftige Verbindung eines toxischen Metalls auch dann giftig wirken muss, wenn von ihr zwar nicht bei der Auflösung in Wasser, aber bei der Wechselwirkung mit dem Protoplasten die giftigen Metallionen abgespalten werden.

Kapitel XI.

Allgemeines über Bewegungen.

§ 76. Ausblick auf die verschiedenartigen Bewegungen.

Bewegungsthätigkeit geht keiner Pflanze ab. Denn auch bei den festgewurzelten Pflanzen rücken die wachsenden Theile im Raume fort, und es ist bekannt, dass die Zuwachsbewegung bis an das Lebensende anzuhalten pflegt (II, p. 5), und dass z. B. die Ausläufer und Rhizome durch ihre Wachsthumsthätigkeit auf eine ansehnliche Entfernung wandern. Die Spitze des wachsenden Organes schreitet aber im allgemeinen nicht geradlinig fort, sondern beschreibt eine verwickelte Raumcurve (II, p. 20). In vielen Fällen wird sogar durch innere oder äussere Ursachen in den antagonistischen Flanken eine derartige Vertheilung der Zuwachsbewegung veranlasst, dass eine weitgehende Einkrümmung eintritt, oder dass pendelartige Schwingungen oder kreisende (circumnutirende) Bewegungen oder Torsionen ausgeführt werden. Die Wachsthumsbewegungen (Nutationsbewegungen)[1]) hören natürlich mit dem Wachsthum auf,

[1]) Diese von Duhamel (Naturg. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 116) und de Candolle (Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 606) angewandte Bezeichnung ist weiterhin auf die durch Wachsthum vermittelten Bewegungen eingeschränkt (Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 757), übrigens von de Candolle, Sachs u. A. für autonome und aitionome Bewegungen verwandt. Indem ich diesem Sprachgebrauch folge, halte ich mich nicht an Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 51), der unter Nutation nur Receptionsbewegungen versteht und mit Inclination die autonomen Bewegungen bezeichnet.

mit dem indess nicht in allen Fällen die active äussere Bewegungsthätigkeit erlischt. Denn in gewissen Fällen, so in den Blattgelenken vieler Leguminosen und verschiedener anderer Pflanzen, sind Organe ausgebildet, die durch elastische Verlängerung und Verkürzung zu ausgezeichneten Bewegungen (Variationsbewegungen)[1] befähigt sind. Die Erfahrung aber, dass in den biegsamen Sprossen u. s. w. nach dem Erlöschen des Wachsthums keine Bewegungen ausgeführt werden, lehrt nur, dass in diesen Theilen active Bewegungen durch die Thätigkeit der Pflanze nicht oder doch nur mit einer Energie angestrebt werden, die einen merklichen Effect nicht zu erzielen vermag. Wird aber, wie z. B. durch die geotropische Reizung in den Knoten der Gramineen, die Wachsthumsthätigkeit von neuem erweckt, dann tritt uns in den Krümmungen u. s. w. wiederum der Erfolg einer Nutationsbewegung entgegen.

In den äusserlich starren, ausgewachsenen, aber lebensthätigen Pflanzentheilen fehlt indess nie die innere Bewegungsthätigkeit. Denn eine solche ist in jeder Zelle mit dem Stoffwechsel und Stoffaustausch unlösbar verknüpft, und zudem sind in dem Protoplasten immer gewisse und zum Theil sehr ansehnliche Formänderungen und Massenbewegungen im Gange (II, Kap. XIV). Sind aber dem Protoplasten durch die selbstgebaute, starre Zellwand keine Schranken gezogen, so ist auch eine amöboide Formänderung und Ortsbewegung möglich, wie sie in ausgezeichneter Weise bei den Myxomyceten gefunden wird. Ausserdem wird bei den Schwärmzellen, die sich im Wasser herumtummeln, durch die Ausbildung von Cilien, also von besonderen Bewegungsorganen, die active locomotorische Bewegungsthätigkeit ermöglicht. Durch diese wird, wie heute nicht mehr besonders betont zu werden braucht, kein principieller Unterschied zwischen den Thieren und zwischen den Pflanzen markirt[2], die allerdings in der Mehrzahl, in Anpassung an ihre Aufgaben und Lebensweise, zur Befestigung in einem Substrate bestimmt sind. Ohne ein solches Eindringen in den Boden wäre die normale Ernährung der Landpflanzen unmöglich. Auch würde ein hochaufgeschossener Baum nicht als frei herumwanderndes Lebewesen existiren können. Im Pflanzenreich ist übrigens nur bei kleinen Organismen (bezw. bei gewissen Entwickelungsstadien) die active Locomotion ausgebildet, die bei vielen Algen und bei anderen Wasserpflanzen dem vegetativen Körper abgeht.

Da die formale Gestaltung einer Reaction stets von den Bewegungsfähigkeiten abhängt, so wird z. B. durch eine einseitige Beleuchtung (oder durch einen anderen tropistischen Reiz) ein freibeweglicher Organismus veranlasst nach dem Lichte, also nach einem bestimmten Ziele, zu wandern, während sich die festgewurzelte Pflanze nur durch ihre Wachsthums- und Krümmungsthätigkeit, also im allgemeinen in begrenzterem Maasse der Reizquelle zu nähern vermag. Trotz dieser Verschiedenheit in der Ausführung der Action kann in beiden Fällen die Perception, überhaupt der eigentliche Reizprocess, ebensogut identisch sein, wie bei zwei Menschen, die in gleicher Weise den Lichtreiz empfinden, von denen aber nur der eine in der Lage ist seine Bewegungsfähigkeit zu benutzen, um nach der Lichtquelle zu wandern, während der

1) Pfeffer, Period. Bewegung. d. Blattorgane 1875, p. 2.
2) In Bezug auf den Stoffwechsel vgl. I, p. 275.

andere Mensch, dessen Beine gelähmt sind, oder der an die Scholle gewaltsam gefesselt ist, sich nur soweit der Lichtquelle zu nähern vermag, als es durch die Beugung des Körpers möglich ist.

Bei der Beurtheilung eines Reizprocesses müssen desshalb in gleicher Weise die Organismen berücksichtigt werden, die auf die Reizung mit einer Locomotion oder mit einer Krümmungsbewegung antworten. Wenn in uns die Reactionsform der freibeweglichen Pflanzen im höheren Grade den Eindruck eines zielbewussten Handelns macht, so ist das durch die formale Aehnlichkeit mit den animalischen Bewegungsreactionen bedingt. Denn factisch ist in den festgewurzelten Pflanzen die Reizbefähigung und Reizbarkeit in gleichem Maasse ausgebildet, wie bei den freibeweglichen Pflanzen. Letztere gewähren allerdings für Studien den Vortheil, dass sie im allgemeinen schneller reagiren, als es insbesondere bei denjenigen Pflanzen möglich ist, bei denen die Reaction durch eine entsprechende Lenkung und Modification der Wachsthumsthätigkeit ausgeführt wird. Da zu dieser Kategorie die Mehrzahl der Pflanzen gehört, da ferner die Krümmungsbewegungen zumeist mit Hilfe der bis dahin behandelten Wachsthumsthätigkeit erzielt werden, so sollen in folgendem zunächst die Bewegungsvorgänge der nicht freibeweglichen Pflanzen behandelt werden. Das schliesst nicht aus, dass bei allgemeinen Fragen auch die später (II, Kap. XIV) zu besprechenden locomotorischen Pflanzen berücksichtigt werden.

Die nicht unmittelbar in die Augen springende Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit der grösseren Pflanzen hat es veranlasst, dass die Pflanzen im allgemeinen als starre und unempfindliche Wesen betrachtet werden. In diesem Glauben sind und werden die schnellen Reizbewegungen der Mimosa pudica als etwas der Pflanzenwelt fremdes angestaunt. Somit würde sich auch eine ganz andere Vorstellung über das Bewegungs- und Empfindungsvermögen der Pflanzenwelt ausgebildet haben, wenn die Mehrzahl der Pflanzen bei einer Berührung wie die Mimosa pudica zusammenzuckte, oder wie die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans (II, § 79) sichtbare autonome Bewegungen ausführte[1]. In gleichem Sinne würde es schon wirken, wenn es dem Menschen von Jugend auf vergönnt wäre, wenigstens zeitweise die Natur bei 100000facher Vergrösserung zu betrachten oder die in Wochen oder Monaten vollbrachte Thätigkeit der Pflanze auf den Zeitraum einer Minute zusammengedrängt zu sehen, wie es auf kinematographischem Wege durch schnell aufeinanderfolgendes Vorführen der Photographien möglich ist, die in gewissen Intervallen aufgenommen wurden[2].

Die verschiedenen Zielen und Zwecken dienenden Bewegungen hat man, wie andere physiologische Vorgänge, sowohl in Bezug auf die veranlassenden Ursachen und die mechanische Vermittlung und Ausführung, als auch in Bezug auf die Bedeutung für den Organismus zu betrachten. Da aber der Aufgabe dieses Buches entsprechend die ökologische Behandlung nicht in den Vordergrund treten kann (I, p. 8), so werden in Folgendem als hauptsächliches Eintheilungsprincip die veranlassenden Ursachen in analoger Weise benutzt

1) Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 9 (Sep. a. Verhdlg. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher u. Aerzte 1893).

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 738.

werden, wie bei der Betrachtung der bereits besprochenen Wachsthumsvorgänge (II, § 21). Diese Eintheilung eignet sich wohl auch am besten, um, wenigstens für unsere Zwecke, eine Uebersicht der derzeitigen Kenntnisse über die verschiedenen Bewegungsvorgänge zu geben. Jedenfalls wird aber durch eine jede Reizung eine specifische Sensibilität gekennzeichnet, die naturgemäss auch bei Gleichheit der Vorgänge bei der Reizperception, je nach den übrigen Eigenschaften des Organismus, in formaler und energetischer Hinsicht verschiedenartig ausfallen und vermittelt sein kann.

Nach diesem schon früher (II, § 21) zu Grunde gelegten Princip unterscheiden wir also, je nachdem der veranlassende Anstoss von inneren oder äusseren Ursachen (Factoren) ausgeht, einerseits autonome, autogene oder spontane, und andererseits aitiogene, inducirte, paratonische oder provocirte Reizungen, bezw. Bewegungen[1]). Die aitiogenen Bewegungsreactionen werden auch Receptions- oder Reactionsbewegungen genannt[2]).

Ferner fassen wir die durch einen diffusen (homogenen) Reiz veranlassten Reactionen als Krümmungsbewegungen (aitionastische Bewegungen, II, Kap. XII), die durch einen einseitigen (tropistischen) Reiz veranlassten Reactionen als Richtungs-, Orientirungs- oder tropistische Bewegungen (II, Kap. XIII) zusammen. Letztere, zu denen Geotropismus, Heliotropismus und die übrigen tropistischen Bewegungen gehören, beruhen auf einer Unterschiedsempfindung und haben das gemeinsam, dass das reagirende Organ eine bestimmte Orientirung gegenüber der Angriffsrichtung des Reizes annimmt[3]). In dieser Weise reagiren sowohl radiäre, wie anisotrope (dorsiventrale) Organe, während durch den diffusen Reiz eine Krümmungsbewegung nur dann veranlasst wird, wenn sich das Organ physiologisch anisotrop (dorsiventral) verhält und wenn dadurch verursacht wird, dass sich die antagonistischen Hälften in einem ungleichen Grade verlängern. Demgemäss finden z. B. die durch Stoss ausgelösten Krümmungsbewegungen von Mimosa pudica (II, § 89) (aber auch die Zuckungsbewegungen der Staubfäden der Cynareen), sowie die thermonastischen, photonastischen u. s. w. Bewegungen in einer bestimmten Ebene statt, die durch den Bau (die Organisation) des Objects vorgeschrieben ist. An früherer Stelle (II, p. 83) ist auch bereits gesagt, dass wir die durch einen diffusen Reiz ausgelösten Krümmungen Nastien (im näheren Photonastie, Aitionastie, Autonastie etc.) nennen und durch Epinastie (Dorsinastie), Hyponastie (Gastronastie), Paranastie die Flanke kennzeichnen, deren Verlängerung relativ gefördert wird.

Mit diesen Unterscheidungen sollen indess wiederum nur Typen[4]) aufgestellt sein, die schon desshalb durch Bindeglieder verknüpft sind, weil zuweilen

---

1) Ein ähnliches Eintheilungsprincip findet sich bei A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. übers. von Röper 1833, Bd. 2, p. 552; Dutrochet, Mémoir. d. végétaux et d'animaux Brüssel 1837, p. 225. — Es ist natürlich keine physiologische Einsicht gewonnen, wenn A. Hansgirg (Physiolog. Unters. 1893, p. 9, 66) je nach den Organen und den Zwecken der Bewegungen eine Reihe von Namen schafft, wie gamotropische, carpotropische Bewegungen u. s. w.

2) Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 2.

3) Es steht natürlich nichts im Wege, mit Oltmanns (Flora 1892, p. 206) die Fähigkeit der Pflanze, Lichtunterschiede als Reiz zu empfinden, ohne Rücksichtnahme auf die Form der ausgelösten Reaction, als »Photometrie« zu bezeichnen.

4) Ueber das besondere Wesen der Phobotaxis vgl. II, § 142.

die beiden Processe zusammengreifen, und weil man unter Umständen denselben Vorgang, je nach der Anschauungsweise, als eine nastische oder als eine tropistische Reaction ansprechen kann. So kann z. B. eine Krümmungsbewegung, die man nach unserer Definition als eine Nastie bezeichnen muss, im Näheren auf einer tropistischen Auslösung beruhen, die, trotz der diffusen Aussenbedingungen, z. B. dadurch zu Stande kommt, dass durch die structurellen Eigenschaften im Inneren des Organes die Bedingungen für eine einseitige (tropistische) Reizwirkung geschaffen werden. Das würde unter anderen der Fall sein, wenn in Folge der einseitigen Ausbildung eines Farbstoffs oder einer undurchsichtigeren Cuticula (also analog wie nach dem Ueberstreichen einer Flanke mit Tusche) von einer Seite mehr Licht eindringt (II, § 109). Ebenso ist es denkbar, dass durch die locale Herabsetzung der Permeabilität der Cuticula eine relativ stärkere Transpirationsthätigkeit einer Flanke und hierdurch eine hydrotropische Auslösung veranlasst wird (II, § 116). Auch würde unter andern in einer allseitig empfindlichen Ranke durch eine homogene Contactwirkung eine Krümmungsbewegung ausgelöst werden, wenn durch eine einseitige Schutzschicht dafür gesorgt wäre, dass der Contact an der einen Flanke eine geringere Reizwirkung hervorriefe.

Ausserdem kann man die autogenen Krümmungsbewegungen mit Rücksicht darauf, dass sie sich bei homogenen (und constanten) Aussenbedingungen abspielen, als Autonastieen, mit Rücksicht darauf aber, dass die einmalige oder periodische Krümmungsthätigkeit durch interne, anomogene Reize und Veränderungen veranlasst wird, als Autotropismen ansehen[1]. In unzweifelhafter Weise ist aber eine tropistische Reizung im Spiele, wenn z. B. eine autonome Bewegung durch den autogenen Wechsel der geotropischen Stimmung erzielt wird (II, § 80). Wenn ferner durch eine einseitige Beleuchtung eine labile Dorsiventralität (II, p. 167) inducirt wird, und damit die Bedingungen für eine photonastische Reaction geschaffen werden, liegt eine Combination vor, die sich unter Umständen nicht leicht in die maassgebenden Factoren zergliedern lässt (II, § 109). Zudem würde man schliesslich eine geotropische, phototropische etc. Krümmung als den Ausdruck und die Folge einer epinastischen oder hyponastischen Eigenschaft ansehen können, die durch die einseitige Angriffsweise der Schwerkraft, des Lichts u. s. w. (labil) inducirt wird.

Aus Zweckmässigkeitsgründen werden wir uns in den folgenden Betrachtungen, die sich übrigens nur auf eine Anzahl auffälliger oder ökologisch bedeutungsvoller Bewegungen erstrecken können, nicht ängstlich an die aufgestellte Schablone halten. So werden z. B. die tropistischen Reizbewegungen der Ranken im Vereine mit den anderweitigen Klettereinrichtungen in dem Kapitel XII (Krümmungsbewegungen) behandelt, während verschiedene nastische Reactionen erst in Verbindung mit den tropistischen Orientirungsbewegungen (Kap. XIII) besprochen werden. Endlich enthält § 106 (Oeffnungs- und Schleuderbewegungen) einen kurzen Ausblick auf Vorgänge, die zwar ökologisch bedeutungsvoll, aber zumeist von anderer Natur sind, als die typischen Krümmungsbewegungen, und zum Theil keine vitalen Operationen vorstellen.

---

[1] Ueber Autotropismus etc. vgl. II, § 107, 119.

§ 77. Die Bewegungsursachen.

Bei allen diesen Bewegungen handelt es sich um Reizreactionen, die entweder durch einen äusseren oder durch einen inneren Anstoss veranlasst und dirigirt werden. Demgemäss sind bei der causalen Beurtheilung dieser Vorgänge die allgemeinen Erörterungen über Reizvorgänge (I, § 3) zu Grunde zu legen, bei denen ohnehin vielfach an auffälligen Bewegungsvorgängen exemplificirt wurde. Immerhin dürfte es geboten sein, im Anschluss an I, § 3 und in Anpassung an die zu besprechenden Bewegungsvorgänge einige allgemeine Betrachtungen vorauszuschicken, die freilich nichts enthalten können, was nicht bereits im Prinzip in I, § 3 angedeutet ist, oder sich aus dem dort Gesagten ableiten lässt.

Von der Reizbarkeit erhalten wir immer nur Kenntniss durch eine wahrnehmbare Reaction, in unserem Falle also durch eine Bewegungsreaction, durch die aber zugleich die Sensibilität (Perception) erwiesen ist, ebenso wie die Realisirung der Reactionskette, durch welche Perception und Action verknüpft sind. Somit tritt die Bewegungsreaction nicht ein, wenn auch nur ein Glied der sensorischen, ductorischen oder motorischen Vorgänge ausgeschaltet wird oder den Dienst versagt. In der That lässt sich bei den Pflanzen, bei welchen die sensorischen und motorischen Theile (Organe) räumlich getrennt sind, ebensogut wie bei einem höheren Thiere zeigen, dass keine Reizreaction erfolgt, wenn nur das percipirende Organ zerstört ist, oder wenn allein die den Reiz transmittirende Bahn unterbrochen ist. (Ueber Reizleitung vgl. II, § 53, 95.)

Bei der besten Auslösung der sensorischen und ductorischen Processe bleibt wiederum, im Thiere wie in der Pflanze, eine Bewegungsreaction aus, wenn die Bewegungsmittel lahmgelegt sind, die Bewegungsfähigkeit also aufgehoben ist. Somit können in den ausgewachsenen Pflanzentheilen keine Reizbewegungen zu Stande kommen, die, wie in sehr vielen Fällen, die schon bestehende Wachsthumsthätigkeit zur Voraussetzung haben, also z. B. auf einer Verlangsamung bezw. Beschleunigung des Wachsthums in den antagonistischen Flanken beruhen. Wenn also die ausgewachsene Pflanze nicht mehr reactionsfähig erscheint, so folgt daraus nicht, dass sie die Sensibilität verlor. Vielmehr ist nicht daran zu zweifeln, dass in vielen Fällen durch den Reiz die sensorischen und ductorischen Processe in gleicher Weise wie zuvor ausgelöst werden. Für ein solches Fortbestehen dieser Sensibilität spricht u. a. die Thatsache, dass die Reactionsthätigkeit (die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Reaction) mit dem Erlahmen der Wachsthumsthätigkeit nachlässt, im allgemeinen aber erst mit dem Wachsen aufhört, und wiederum bemerklich wird, wenn es gelingt die Wachsthumsthätigkeit von neuem zu erwecken.

In den ausgewachsenen Organen werden naturgemäss Bewegungsreactionen nur soweit merklich, als es die Eigenschaften der Wandungen, der Aufbau der Organe u. s. w. zulassen (II, § 16, 17). Demgemäss wird eine Turgorsenkung, die in dem Staubfaden von Centaurea oder in dem Blattgelenk von Mimosa eine ansehnliche Verkürzung bezw. Krümmung bewirkt (II, § 91), in dem Faden einer Spirogyra oder in dem Zweige einer Holzpflanze keine auffällige Dimensionsänderung oder Krümmung veranlassen. Denn derartige Erfolge bleiben sogar

aus, wenn der Turgor gänzlich oder bei einem verholzten Zweige einseitig aufgehoben wird. In solchen Organen wird uns also nicht durch einen Bewegungsvorgang angezeigt, wenn sich im Innern Reizvorgänge abspielen, die in dehnbaren Geweben u. s. w. eine auffällige Verkürzung oder Krümmung erzielen würden.

Die causale Forschung muss naturgemäss dahin streben, die sensorischen, ductorischen und motorischen Functionen thunlichst zu präcisiren und im näheren in die maassgebenden Factoren zu zergliedern. Freilich ist zur Zeit nur eine gewisse Einsicht in einige motorische Processe gewonnen. Denn mit der besten Ermittlung der Reiz- und Reactionsbedingungen, sowie der Lage, der Gestalt, des anatomischen Baues etc. des percipirenden Organes und der Leitbahnen, sind noch nicht die Processe aufgehellt, die den sensorischen und ductorischen Vorgängen zu Grunde liegen[1]). Da sich zudem die sensorischen und ductorischen Processe nicht, oder doch nicht bestimmt, auseinanderhalten lassen, wenn sie, wie in den meisten Fällen, räumlich zusammenfallen, so sollen in Folgendem zunächst als sensorischer Vorgang der primäre Reizvorgang (primäre Impression, Perception des Reizes), sowie die Gesammtheit der sich anschliessenden Processe zusammengefasst werden, durch welche endlich die Auslösung der mechanischen Action (der motorischen Vorgänge) verursacht wird[2]).

Jedenfalls ist z. B. die Perception des tropistischen Reizes die Ursache, dass die Schwärmzelle mit Hilfe ihrer Bewegungsthätigkeit nach dem Lichte hinsteuert oder das zu intensive Licht flieht. Auch ist es einleuchtend, dass der Uebergang der positiven in die negative heliotropische Krümmung allein in den sensorischen Processen begründet sein muss, wenn das schwächere bezw. das intensivere Licht nur die sensible Spitze, aber nicht den motorischen

1) Bezüglich der ductorischen Vorgänge siehe II, § 53, 120.

2) Versteht man unter »Perception« nur die ersten physiologischen Wechselwirkungen, mit welchen der Reizprocess in dem lebendigen Organe, also in dem Protoplasten, anhebt, so wird man doch keinen Anstand nehmen, diesen Ausdruck zur Kennzeichnung des ganzen sensorischen Processes insbesondere da anzuwenden, wo dieser sich zur Zeit nicht in die einzelnen Factoren und Abschnitte zergliedern lässt. Zu diesen Factoren können aber auch vorbereitende Vorgänge gehören, durch welche der Beginn des physiologischen Reizprocesses vermittelt oder ermöglicht wird. Das ist z. B. der Fall, wenn durch Anschneiden des Stengels von Mimosa eine mechanische Wasserbewegung veranlasst wird, die eine physiologische Auslösung in den Blattgelenken (II, § 95) hervorruft, oder wenn etwa die mechanische Senkung der specifisch schwereren Körper die Ursache der geotropischen Reizung wird (II, § 127), oder falls durch Licht oder durch einen hinzutretenden Stoff im Zellsaft (oder auch im Plasma) eine chemische Umsetzung bewirkt wird, die durch die producirten Stoffe zur Auslösung des Reizes führt etc. In diesen vorbereitenden Vorgängen handelt es sich, ebenso wie bei den ductorischen Processen, um verschiedenartige Processe und Combinationen, die von Fall zu Fall aufzuhellen sind. Wie man aber summarisch von ductorischen Processen oder von der Reizkette spricht, so kann man auch generell von vorbereitenden Processen oder von indirecter Reizung reden. Denn bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist eine weitere Einführung von Kunstausdrücken nicht geboten. Uebrigens ist einleuchtend, dass auch in den ductorischen Vorgängen als Verbindungsglieder rein chemische oder physikalische Processe im Protoplasma oder auch ausserhalb des Protoplasmas eine Rolle spielen können (vgl. z. B. II, § 53). — Nomenclaturvorschläge z. B. bei F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 214, 302; Centralbl. für Physiol. 1900, Bd. 13, p. 209. Weitere Literatur ist an diesen Stellen citirt.

Basaltheil des Blattes am Keimling von Avena u. s. w. (II, § 120) trifft. Wirkt aber das Licht oder ein anderes Agens auf die bewegungsthätige Zone, so ist es auch möglich, dass eine Veränderung der Reaction durch eine Verschiebung in den motorischen Vorgängen bezw. in den zu Grunde liegenden Factoren verursacht wird. Da auch die sensorischen Vorgänge aus zahlreichen Einzelprocessen bestehen oder doch bestehen können, so kann eine Modification der sensorischen Processe, und damit der ausgelösten Action, auf verschiedene Weise bewirkt werden. Denn der Modification der Endreaction lässt sich selbst dann, wenn die motorischen Vorgänge unverändert bleiben, nicht ansehen, ob etwa die Stimmung (Constellation) im Protoplasten durch einen autogenen oder aitiogenen Einfluss derart verändert wurde, dass schon der primäre Act der Perception oder dass ein oder einige Glieder in der Reizkette anders ausfallen.

Aus dem Wesen der Reizreaction und dem Gesagten folgt ohne weiteres, dass eine Identität der sensorischen und motorischen Processe vorliegen kann, aber nicht vorliegen muss, wenn bei zwei verschiedenen Organismen durch denselben Reizanstoss eine formal ähnliche Reizreaction hervorgerufen wird. Allerdings vermögen wir auf Grund unserer Kenntnisse nicht zu sagen, ob bei verschiedenen Pflanzen z. B. bei den heliotropischen (oder bei anderen tropistischen) Bewegungen die sensorischen Processe übereinstimmen oder Verschiedenheiten bieten. (Ueber die Reizleitung vgl. II, § 53.) Auf eine Differenz kann z. B. nicht aus der Gestaltung der Reaction geschlossen werden, die naturgemäss, wie schon hervorgehoben wurde, bei den locomotorischen Organismen anders ausfällt, als bei den festgewurzelten Pflanzen, bei denen die Krümmung wiederum durch Wachsthum oder durch Variation vollbracht wird. Uebrigens muss weder die Variations- noch die Wachsthumskrümmung (vgl. II, Kap. II und § 78) in allen Fällen in genau derselben Weise ausgeführt werden.

Zu dem Charakter der Reizvorgänge gehört ferner, dass durch denselben Reiz, je nach den Eigenschaften des Organismus, verschiedenartige Processe ausgelöst werden, dass aber auch durch verschiedenartige Reize (Perceptionen) dieselbe motorische Action veranlasst werden kann. Thatsächlich benutzt die Schwärmzelle, ebenso wie der Mensch, immer dieselben Bewegungsmittel, wenn der Organismus durch irgend einen äusseren Reiz veranlasst wird, sich nach einer bestimmten Richtung zu bewegen. Die festgewurzelte Pflanze aber antwortet auf einen jeden wirksamen tropistischen Reiz mit einer Wachsthumskrümmung, die vermuthlich in vielen Fällen mit denselben Mitteln ausgeführt wird, gleichviel ob eine phototropische, geotropische, chemotropische oder eine andere tropistische Reaction vorliegt.

Da aber die verschiedenen tropistischen (ebenso andere) Fähigkeiten sich nicht gegenseitig bedingen, da also z. B. die phototropische, chemotropische, geotropische und andere Reactionsfähigkeiten in einem Organe ebensogut vereint als getrennt vorkommen, so ist damit angezeigt, dass es specifisch differenter Sensibilitäten bedarf, um einen photischen, einen chemischen oder einen anderen tropistischen Reiz zu percipiren. Es liegen also analoge Verhältnisse vor, wie bei dem Menschen, bei dem die Unterdrückung des Gesichtssinnes keine Alteration des Gehörsinnes zur Folge haben muss und umgekehrt. Dieser Vergleich ist gestattet, wenn wir auch bei der Pflanze im allgemeinen keine distincten und specialisirten Sinnesorgane kennen und nichtanzugeben vermögen, in welcher

Weise es erreicht ist, dass der eine Protoplast dauernd oder zeitweilig mit anderen sensorischen Fähigkeiten ausgestattet ist, als der andere, und dass sich unter Umständen die eine Fähigkeit suspendiren lässt, während die andere fortdauert (vgl. II, § 105, 121, 122)[1]. Uebrigens ist es ebensogut wie für entsprechende Auslösungen in Mechanismen verständlich, dass z. B. bei Mimosa derselbe sensorische Process durch verschiedenartige Anstösse ausgelöst wird (II, § 89).

Die Reizerfolge sind stets von dem jeweiligen Zustand (der jeweiligen Stimmung, dem jeweiligen Tonus)[2] des Organismus (der Organe) abhängig, der mit der Entwickelung und den Aussenbedingungen (der Inanspruchnahme) veränderlich ist. Es wurde dieses bereits I, § 16 betont und zum Theil durch Beispiele erläutert, die den Erfahrungen über Bewegungsvorgänge entnommen sind. Wenn zugleich hervorgehoben wurde, dass bei dem Zusammengreifen von zwei (oder einigen) Reizungen der Erfolg nicht einfach der Summe der Einzelwirkungen entspricht und entsprechen kann, so ist doch an dieser Stelle eine etwas nähere Beleuchtung dieses Problems geboten.

In diesem Falle müssen wir wiederum beachten, dass durch den Reiz nur die sensorischen oder nur die motorischen Fähigkeiten und Functionen oder beide Processe zugleich betroffen und modificirt werden können. Gesetzt die motorischen Fähigkeiten bleiben unverändert, so wird es sich zunächst darum handeln, ob die von den beiden Reizen ausgelösten sensorischen Processe unabhängig von einander verlaufen, ob also gleichzeitig zwei verschiedene Impulse auf den motorischen Apparat ausgeübt werden, oder ob in den sensorischen Vorgängen (in der Perception oder in der Reizkette) eine gegenseitige Beeinflussung und vielleicht ein derartiges Zusammengreifen und Verschmelzen (bezw. eine gegenseitige Compensation etc.) der ausgelösten Processe eintritt, dass auf den motorischen Apparat nur ein einzelner, einheitlicher (resultirender) Impuls ausgeübt wird.

Ob die sensorischen Processe in der einen oder in der andern Weise verliefen, kann man dem Reactionserfolge nicht ansehen. Auch wird eine Bewegungsreaction ebenso unterbleiben, wenn sich zwei entgegengesetzt gerichtete Reizungen schon in den sensorischen Vorgängen aufheben (neutralisiren), oder wenn durch zwei getrennte sensorische Processe zwei motorische Auslösungen

---

1) Ueber specifische Energieen siehe I, p. 14.

2) Als physiologischen Ausdruck für »Stimmung« kann man allgemein »Tonus« anwenden und demgemäss in Bezug auf die Reize (Bedingungen), welche einen bestimmten Stimmungszustand (Reizzustand) herstellen, von tonischen Reizen reden. Vgl. diesen Bd. II, p. 78, sowie J. Massart, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 41; H. Miehe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 571. — Mit Miehe kann man, je nachdem eine Steigerung, Schwächung oder Umkehrung des Reactionsvorganges bewirkt wird, anatonische, katatonische und metatonische Reize unterscheiden. — Zu den tonischen Reizeffekten gehört also auch Engelmann's »Photokinese«, ein Ausdruck, mit dem dieser Autor kennzeichnen will, dass durch Beleuchtung die Bewegungsthätigkeit eines locomotorischen Organismus erweckt wird (Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 30, p. 169). Ueber Chemokinese vgl. Rothert, Flora 1901, p. 374; vgl. auch Nagel, Bot. Zeitung 1901, Ref., p. 298. Von W. E. Garrey (The Effects of Ions upon the aggregation of flagellated Infusoria 1900, p. 291 d. Separatab.) ist »Photokinese« in anderem Sinne, nämlich allgemein zur Bezeichnung der durch den plötzlichen Lichtwechsel veranlassten Veränderungen der Bewegungsthätigkeit benutzt worden.

angestrebt werden, die mit gleicher Energie zwei entgegengesetzt gerichtete Bewegungen in Gang zu setzen suchen. Demgemäss müssen auch in dem zuletzt genannten Falle die zur Krümmung (Bewegung) nothwendigen Thätigkeiten nicht realisirt werden[1]. Tritt aber infolge des Ueberwiegens eines der beiden Reize eine Bewegungsreaction ein, so kann zur Ausführung derselbe Energieaufwand genügen wie dann, wenn die gleiche Krümmung durch einen einzelnen Reiz ausgelöst wird. Ebenso hat der Mensch bei der Fortbewegung auf eine bestimmte Entfernung dieselbe Arbeit zu leisten, gleichviel ob er zu dieser Fortbewegung durch einen einzelnen Reiz oder durch die Resultirende aus einer Summe von Reizen veranlasst wurde.

Wenn wir mit vollem Rechte bei dem Zusammengreifen von Reizen von einer resultirenden Reaction reden, so ist doch wohl zu beachten, dass es sich um ein verwickeltes Resultat, also nicht um die physikalische Resultante aus den Actionen handelt, die durch die betheiligten isolirten Einzelreize hervorgerufen werden. Das ist auch dann der Fall, wenn die Reize gleichsinnig zusammenwirken, also eine gleichgerichtete Bewegung verursachen. Denn selbst bei dem einfachsten Zusammenwirken ist eine glatte Summirung schon desshalb ausgeschlossen, weil die Ausgiebigkeit und Schnelligkeit einer physiologischen Bewegung, in Folge der beschränkten Reactions- und Actionsfähigkeiten des Organismus, nur bis zu einem gewissen Grade steigerbar sind. Desshalb nimmt auch bei Anwendung eines einzelnen Agens die Reaction nicht in demselben Verhältniss zu wie die Intensität des Reizes.

Eine zufriedenstellende causale Aufhellung dieser und der sich anschliessenden Probleme setzt eine bessere Einsicht in die normalen Reizprocesse voraus, als sie uns derzeit zur Verfügung steht. Immerhin lässt sich aus den vorliegenden Erfahrungen ersehen, dass, wie nicht anders zu erwarten, verschiedenartige Modalitäten und Combinationen vorkommen. Auch ist klar, dass eine Umstimmung auf einer Veränderung in dem sensorischen Theile des Reizprocesses beruhen muss, wenn die Gesammtheit der motorischen Befähigungen unverändert bleibt (vgl. II, p. 360). Dass dem so ist, lässt sich freilich selbst dann nicht mit voller Sicherheit behaupten, wenn der umstimmende Reiz nur auf den räumlich getrennten percipirenden Theil des Organes wirkt. Denn dann ist immer noch möglich, dass die ausstrahlenden ductorischen Processe eine Verschiebung in denjenigen Constellationen verursachen, durch welche die Action besorgt und modificirt wird.

Ohne Frage ist aber der reactionelle Stimmungswechsel in sehr vielen Fällen ganz oder der Hauptsache nach durch eine Veränderung in den sensorischen Processen (in den diesen zu Grunde liegenden Constellationen) bedingt. Auf diese Weise dürften z. B. der Regel nach die mannigfachen Modificationen der Reizstimmung zu Stande kommen, die zur Folge haben, dass ein Organ durch einen bestimmten tropistischen Reiz zu einer veränderten Reaction veranlasst wird. Dagegen ist es zum Beispiel nicht ohne weiteres klar, ob bei dem Aetherisiren von Mimosa pudica die Empfindlichkeit gegen Erschütte-

[1] Das gilt nicht für alle Fälle. Denn factisch kann die Krümmung etc. auch unterbleiben, obgleich thatsächlich entgegengesetzte Reactionen, also eine Steigerung der Gesammtthätigkeit, ausgelöst wurde.

rung aufgehoben wird, weil die perceptorischen, die ductorischen, die motorischen oder einige dieser Processe sistirt werden.

Ebenso ist es in einem concreten Falle schwer oder gar nicht entscheidbar, ob zwei Reizwirkungen schon im sensorischen Gebiete zu einem einheitlichen Impulse verschmelzen, oder ob sie getrennt verlaufen und demgemäss zwei verschiedene Auslösungen in dem motorischen Gebiete hervorzurufen suchen. Wenn ersteres z. B. häufig bei dem Zusammengreifen von zwei differenten tropistischen Reizen vorkommen dürfte, so scheint eine solche Verschmelzung öfters nicht einzutreten bei dem Zusammengreifen von tropistischen mit photonastischen Stoss- und Contact-Reizungen. Auch dürften neben diesen aitiogenen Reizerfolgen die autogenen Bewegungen real angestrebt werden. Uebrigens ist immer nur eine relative Unabhängigkeit der sensorischen und motorischen Processe möglich, da bei der correlativen Verkettung des Gesammtgetriebes durch die Modification eines Processes auch die übrigen Vorgänge und Bedingungen beeinflusst werden (II, § 45).

Mag nun die Reizung und der Reizprocess in einfacher oder verwickelter Weise zu Stande kommen, jedenfalls tritt eine merkliche Reaction erst ein, wenn der Anstoss eine specifisch verschiedene Intensität, den Schwellenwerth des Reizes, überschreitet. Ebenso ist schon früher (I, p. 12) allgemein hervorgehoben, dass die Reizreaction erst nach einem kürzeren oder längeren Latenzstadium beginnt und dann schneller oder langsamer bis zu einem gewissen Grade fortschreitet. Uebrigens wird die Reactionsbewegung im allgemeinen vom Beginn ab bis zu einem Maximum beschleunigt werden, um dann allmählich nachzulassen und auszuklingen.

Bei den langsameren Bewegungen, wie sie im Pflanzenreich zumeist üblich sind, pflegt die Dauer des Latenzstadiums zwischen einigen Secunden und einigen Stunden zu liegen. Nach der Induction des Reizzustandes schreitet die Reaction, trotz der Aufhebung der Reizwirkung, eine gewisse Zeit und zwar im allgemeinen um so länger fort, je schwieriger und langsamer die Reizreaction hervorgerufen (inducirt) wurde. Die Action wird somit erst nach der Sistirung der Reizwirkung bemerklich, wenn diese rechtzeitig aufgehoben wird. Analoge Beziehungen bestehen übrigens auch bei den schnellen Reizbewegungen der Blätter von Mimosa pudica, der Staubfäden von Centaurea etc., bei welchen der Reactionsverlauf auf sehr kurze Zeit zusammengedrängt ist. Die besagten Verhältnisse treten also bei diesen Pflanzen auffälliger hervor, wenn die Reactionsdauer durch Erniedrigung der Temperatur u. s. w. verlängert wird. Die Empfindlichkeit der Pflanze, sowie die Dauer und die Ausgiebigkeit der Reaction sind überhaupt, wie eine jede Thätigkeit, von den formalen Aussenbedingungen abhängig, lassen sich aber durch die günstigsten Aussenbedingungen natürlich nur bis zu einem gewissen, specifisch verschiedenen Maasse steigern.

Spielt sich eine Reaction schnell ab, so ist auch damit angezeigt, dass alle Phasen des Reizprocesses schnell durchlaufen werden. Ausserdem muss von Fall zu Fall entschieden werden, ob die Verzögerung des Eintritts und des Verlaufs der Reizreaction durch die sensorischen oder motorischen Vorgänge oder durch beide verursacht wird. Offenbar ist es oft durch die Abnahme der motorischen Fähigkeiten bedingt, dass die Nutationskrümmung bei demselben Reizanstoss in den etwas älteren und minder wachsthumsthätigen Partien der Wurzel,

des Stengels u. s. w. später eintritt und nicht so ausgiebig ausfällt, als in den jüngeren Theilen. Ausserdem geht aus den weiterhin mitzutheilenden Erfahrungen über tropistische und andere Reizreactionen hervor, dass vielfach der Reiz nur allmählich percipirt wird, und dass eine gewisse und zum Theil eine erhebliche Zeit verstreicht, bevor die sensorischen Processe so weit durchlaufen sind, dass die auslösende Wirkung auf den motorischen Apparat beginnt. Besonders klar tritt dieses dann hervor, wenn der percipirte Reiz durch Vermittlung einer Leitbahn der motorischen Zone übermittelt wird (II, § 53, 120). Uebrigens dürfte die Ausdehnung der Latenzzeit in einem sehr actionsfähigen Organe zumeist durch die langsame Abwickelung der sensorischen Processe verursacht sein.

Abgesehen von den locomotorischen Organismen ist die autogene und aitiogene Bewegungsthätigkeit der Pflanzen zumeist darauf berechnet, die Organe während der Entwickelung oder fernerhin allmählich in eine bestimmte Lage zu bringen, und nur vereinzelt (Blätter von Mimosa pudica, gewisse Staubfäden, Narben u. s. w.) ist zur Erreichung gewisser Ziele und Zwecke die Befähigung zu einer schnellen Reizbewegung ausgebildet. Bei diesen schnellen Bewegungen handelt es sich zumeist um eine transitorische Reaction, die durch den plötzlichen Wechsel, also durch einen Uebergangsreiz, ausgelöst wird (bei Mimosa z. B. durch Stoss, d. h. durch den Druckwechsel, durch Transpirationsveränderung u. s. w.). Man kann desshalb diese Reactionen als transitorische, rückregulirende oder Uebergangsreizungen, die Gleichgewichtsbewegungen als permanente oder stationäre Reizungen bezeichnen (I, p. 15). In diesen wird also die Bewegung nicht durch den plötzlichen Wechsel (Uebergangsreiz), sondern dadurch veranlasst, dass das Organ in die den neuen Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage übergeht, in der es so lange verharrt, als die Reizbedingungen und die Eigenschaften der Pflanze unverändert bleiben. In eine solche constante Gleichgewichtslage werden aber bekanntlich die Pflanzenorgane nicht nur bei Constanz der geotropischen, heliotropischen und anderer Orientirungsreize, sondern auch bei Constanz der diffusen Reize, z. B. in den photonastischen und thermonastischen Bewegungen, übergeführt (vgl. I, p. 15).

Mit der Aufstellung dieser Typen sollen aber nicht scharfe Grenzen gezogen sein. Denn thatsächlich wirken beide Reizungen öfters zusammen, und durch das Zusammengreifen wird u. a. der besondere Verlauf der thermonastischen und photonastischen Bewegungen verursacht (II, § 96—104). Ferner kehren nicht alle Organe, wie es die Blätter von Mimosa pudica thun, trotz der Wiederholung der Stösse (der Uebergangsreize) in die Ausgangslage zurück. Vielmehr nehmen z. B. die Ranken, die Blättchen von Oxalis bei Wiederholung der Uebergangsreizung eine neue Gleichgewichtslage an, sowie auch der Muskel bei einer genügend schnellen Aufeinanderfolge der Reizungen in einem Contractionszustand (Tetanus) verharrt.

Auch gehört es nicht zu dem Wesen der transitorischen Reizungen, dass durch einen wirksamen Reiz, wie bei Mimosa pudica, die volle Bewegungsamplitude ausgelöst wird. Vielmehr wird in vielen Fällen, so z. B. bei den Blättchen von Oxalis, durch den einzelnen Stoss nur eine submaximale Reizung und erst durch wiederholte Erschütterungen die völlige Senkung der Blättchen verursacht (II, § 90). Uebrigens ist bereits hervorgehoben (I, p. 19), dass ein labiler Zustand keine unerlässliche Vorraussetzung für die Realisirung einer Reizbewegung

ist. Denn ein labiler Zustand besteht nicht in den Organen, die sich in einer fixen Gleichgewichtslage befinden, und die Reizbewegung, die zu einer neuen Gleichgewichtslage führt, wird z. B. in vielen Fällen ohne eine Steigerung der Wachsthumsthätigkeit, also durch eine entsprechende Lenkung dieses Bewegungsmittels, ausgeführt. Natürlich ist aber die Aufhäufung von schnell activirbarer Spannkraft (potentieller Energie) nothwendig, um die plötzliche Reizbewegung von Mimosa u. s. w. zu ermöglichen.

Sofern nicht durch eine jede erfolgreiche Reizung die maximale Bewegungsamplitude ausgelöst wird, nimmt die Excitation mit der Steigerung des Reizanstosses zu. Es wird dieses dadurch angezeigt, dass nach einer solchen Steigerung die Bewegungsreaction früher bemerklich wird und in derselben Zeit ansehnlicher ausfällt. Ein derartiger Erfolg tritt ebenso bei einer vorübergehenden, als auch bei einer intermittirenden oder continuirlichen Einwirkung des Reizes ein. Im letztgenannten Falle wird zudem z. B. bei einer continuirlichen schwächeren heliotropischen, geotropischen, photonastischen u. s. w. Reizung der Gleichgewichtszustand schon bei einer geringeren Krümmung (Reactionsgrösse) erreicht sein, als bei einer stärkeren Reizung.

Jedoch besteht, wie schon (II, p. 362) angedeutet wurde, kein einfaches Verhältniss zwischen der Grösse des Reizanstosses und der Grösse der Reaction, bezw. der sensorischen Excitation. Diese physiologischen Vorgänge nehmen aber gewöhnlich langsamer zu als der Reiz, so dass im allgemeinen ein ansehnlicherer absoluter Reizzuwachs nothwendig ist, um in dem stärker gereizten Organismus eine gleiche Excitation oder Excitationssteigerung hervorzurufen, wie in der schwächer gereizten Pflanze. Bei der Pflanze wird also, in analoger Weise wie bei dem Menschen, die Sensibilität mit der Steigerung der Inanspruchnahme durch die Reizung abgestumpft (vgl. II, § 124). Auch darin besteht eine Analogie, dass die Pflanze, ebenso wie der Mensch, durch eine genügende Erhöhung der Intensität des Lichtes (oder eines anderen Reizes) veranlasst werden kann, sich von der Lichtquelle zu entfernen. Demgemäss sammeln sich die phototropisch reizbaren, locomotorischen Organismen in einiger Entfernung von der Lichtquelle, d. h. an der Stelle, wo sich, wie wir sagen können, die positiv und negativ phototactische Wirkung das Gleichgewicht halten (II, § 145). Die festgewurzelten Pflanzen aber, die sich in grösserer Entfernung von der Lichtquelle positiv heliotropisch krümmen, nehmen in einem gewissen Abstand von der Lichtquelle eine transversale (diaheliotropische) Stellung ein und bewegen sich bei weiterer Annäherung an die Lichtquelle negativ heliotropisch (II, § 112).

Diese Erfolge beruhen wiederum auf einem Stimmungswechsel, der in vielen Fällen wohl dadurch erzielt wird, dass die verschiedenen Vorgänge (Constellationen), aus welchen der sensorische Process resultirt, bei der Steigerung der Reizung in einem ungleichem Grade beeinflusst werden. Anschaulich tritt dieses z. B. dann hervor, wenn bei der Erhöhung der Concentration die osmotische Reizwirkung (der negative Osmotropismus) derart das Uebergewicht erlangt, dass der positive Chemotropismus äquilibrirt oder überwunden wird (II, § 115, 149).

Durch eine Störung und somit auch durch eine Reizkrümmung werden, wie es das selbstregulatorische Getriebe erfordert, zugleich Gegenreactionen hervorgerufen, die auf die Wiederherstellung des bisherigen Gleichgewichts hinarbeiten. Demgemäss wird nach der Sistirung einer tropistischen oder anderen

Reizung die Reactionskrümmung ausgeglichen und die Lage (Richtung) wiederhergestellt, die das Organ vermöge der inneren dirigirenden Ursachsen (des Autotropismus) anzunehmen strebt (II, § 119). Natürlich ist eine Ausgleichung nicht mehr möglich, wenn die Bewegungsfähigkeit verloren ging. Somit bleiben in den ausgewachsenen Organen die Reizkrümmungen erhalten, zu deren Ausgleichung die Gelenke befähigt sind, solange in ihnen die Bewegungsfähigkeit bewahrt bleibt. Uebrigens hängt es von den obwaltenden Verhältnissen ab, ob die selbstregulatorische Rückwärtsbewegung schneller, oder, wie es zumeist der Fall ist, langsamer verläuft, als die aitiogene Reizbewegung, die sich z. B. in den Blattgelenken von Mimosa pudica u. s. w. viel schneller abspielt, als die allmähliche Wiederherstellung des labilen, reactionsfähigen Zustandes.

Da aber die autogenen dirigirenden Factoren immer thätig sind, so greifen auch dann, wenn nur ein einzelner Aussenreiz influirt, verschiedene Factoren (Reize) zusammen, und der Erfolg resultirt somit auch in diesem Falle, in analoger Weise wie bei der gleichzeitigen Einwirkung von zwei Aussenreizen (II, p. 362), aus dem Zusammenwirken von verschiedenartigen Reizungen. Als eine Folge des Zusammengreifens der autogenen und aitiogenen Factoren, sowie der Wirkungen, die durch die realisirte Bewegung ausgelöst werden, ergiebt sich, dass die Krümmungsreaction in der Regel über die Gleichgewichtslage hinausgeht, die also erst nach einer oder einigen Oscillationen erreicht wird. Dasselbe ist ja auch der Fall bei einem angestossenen Pendel, das erst allmählich zur Ruhe kommt. Ebenso werden z. B. die Temperatur eines Raumes und die Quecksilbersäule des Regulators zunächst sogar erheblich um die Gleichgewichtslage schwanken, wenn sich bei einem schnellen Anheizen des Thermostaten die Luft viel schneller erwärmt, als das Quecksilber im Regulator. Thatsächlich ist auch bei den tropistischen und nastischen Bewegungen, bei dem Rückgang der gereizten Blätter von Mimosa, überhaupt bei den verschiedensten physiologischen Reactionen, eine mehr oder minder auffällige Oscillation um die endliche Gleichgewichtslage zu bemerken. Um solche Oscillationen, die längere Zeit anhalten, handelt es sich auch bei den Nachwirkungen der täglichen Bewegungen (II, § 98). Jedoch können Oscillationen auch aus inneren Ursachen entstehen und unterhalten werden (II, § 79). Ueberhaupt ist zu beachten, dass die physiologischen Reactionen complicirter Natur sind, und dass z. B. durch die allmähliche Accommodation oder durch anderweitige Verschiebungen der Eigenschaften des Organismus (bei Constanz der Aussenbedingungen) eine allmähliche Veränderung der Gleichgewichtslage verursacht werden kann.

Die allgemeinen Erörterungen gelten für höhere und einzellige Pflanzen, sowie für jeden einzelnen Protoplasten. Denn in diesem Elementarorganismus sind die functionell ungleichwerthigen Organe und Theile ohne Frage auch in den Reizprocessen in verschiedener Weise betheiligt (vgl. I, § 7—9; II, § 126, 140). Nur vermögen wir nicht die Organe und die Vorgänge zu präcisiren, durch welche die Perception und die sich anschliessenden Processe vermittelt werden, Processe, die sich, wie alle Vorgänge im Protoplasten, in correlativer Verkettung auf kleinem Raume abspielen. Ebenso ist uns unbekannt, durch welche Veränderungen und Umstellungen im Protoplasten die Eigenschaften, also auch die Sensibilität dieses Elementarorganismus, modificirt werden. So wie aber auch andere Eigenschaften und Fähigkeiten erst zu gewisser Zeit oder unter

bestimmten Bedingungen auftreten oder verschwinden, so ist es auch möglich, dass schon die Perceptionsfähigkeit nicht immer vorhanden ist. Zudem ist es nicht unwahrscheinlich, dass in manchen Fällen die Perception eines Reizes durch die gleichzeitige Auslösung verschiedener Vorgänge zu Stande kommt, so wie es ja auch Maschinen giebt, deren Thätigkeit erst durch das Zusammenwirken verschiedener Auslösungen erweckt und regulirt wird.

Da aber die Organe und Bausteine des Protoplasten zu verschiedenen Leistungen befähigt sind und befähigt sein müssen, so haben wir im Protoplasma für kein Organ eine nur einseitige Reizbefähigung und somit auch nicht die Ausbildung von Sinnesorganen zu erwarten, die ausschliesslich für die Perception eines einzelnen Reizes befähigt sind. Desshalb ist es aber doch möglich, dass z. B. in einem concreten Falle der Zellkern den Reiz percipirt oder als Reflexcentrum functionirt, während sich vielleicht ein anderer Reizprocess ohne eine directe Betheiligung des Zellkerns abspielt. Das trifft z. B. zu, wenn in der kernfreien Cytoplasmamasse vitale Functionen (z. B. Plasmaströmung, Wimperbewegungen) vollbracht und durch Reize beeinflusst werden, wie das u. a. durch die galvanotaktische Reaction zellkernfreier Stücke von Infusorien angezeigt wird (vgl. I, § 9 und II, § 126, 142). Falls aber zur Ausführung der Reizbewegung die Wechselwirkung mit dem Kerne unerlässlich ist, kann dieses Organ dennoch bei der Perception des Reizes unbetheiligt sein. Dieses ist z. B. der Fall, wenn in einem einzelligen Rhizoid von Marchantia oder eines Farnprothalliums durch die Beleuchtung der Spitze eine heliotropische Krümmung ausgelöst wird, obgleich der Kern sich in der Basis des Haares befindet und von dem Lichtreiz direct nicht betroffen wird.

Ohne Frage sind die cytoplasmatischen Theile in einem ungleichen und veränderlichen Grade befähigt. Falls aber z. B. ein bestimmter Reiz nachweislich von den Cilien eines locomotorischen Organismus percipirt wird, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass die Hautschicht oder die übrigen Theile ebenfalls sensibel sind. Voraussichtlich wird die mit besonderen Functionen betraute Hautschicht auch bei der Perception gewisser Reize in den Vordergrund treten. In wie weit wir Grund zu der Annahme haben, dass speciell die Richtungsreize durch die relativ ruhende Hautschicht percipirt werden, soll später (II, § 126) beleuchtet werden. Ebenso haben wir fernerhin in Erwägung zu ziehen, ob die Lichtbewegung der Chloroplasten durch den in diesen Organen percipirten Reiz veranlasst wird (II, § 146), und ob der sog. Augenfleck der Schwärmzellen zur Perception des Lichtreizes bestimmt ist (II, § 145).

Die sensorischen Processe werden natürlich nicht schlechthin durch die sichtbaren Bewegungen und Veränderungen im Protoplasten aufgeklärt, die sich als Folgen oder Begleiterscheinungen des Auslösungsprocesses einstellen. So wie man z. B. mit der Thatsache, dass eine Schwärmzelle nach dem Lichte wandert, noch nicht die veranlassenden perceptorischen und ductorischen Vorgänge kennt, so bleiben diese auch unbekannt, wenn etwa in einer Zelle durch einen tropistischen Reiz eine einseitige Anhäufung des Protoplasmas oder der Chloroplasten veranlasst wird. Uebrigens stellen sich in vielen Fällen locale Plasmaanhäufungen rein mechanisch, als eine Folge der realisirten Krümmung ein (vgl. II, § 126). Dass unter Umständen die eigentliche physiologische Perception im Protoplasma durch vorbereitende Processe vermittelt wird, ist bereits p. 359 Anmerk. 2 hervorgehoben worden.

Historisches. Schon seit Ende des 18. und seit Beginn des 19. Jahrhunderts waren nicht nur die schnellen Reizbewegungen von Mimosa etc., sondern auch die heliotropischen und andere Krümmungsbewegungen der Gegenstand von

Studien, die dahin strebten, die causale Verkettung zwischen dem äusseren Anstoss und der Reaction festzustellen oder die mechanische Ausführung der Krümmungsaction aufzuhellen (vgl. II, p. 3, 86), während die kleinen und noch wenig bekannten locomotorischen Pflanzen begreiflicherweise erst späterhin in den Kreis der Untersuchungen gezogen wurden. In diesen Studien ging das Streben zunächst dahin, die Bewegungen als die unmittelbaren Folgen der (mechanischen) äusseren Einwirkungen zu deuten. So wurden z. B. das partielle Etiolement auf der Schattenseite oder die directe Veränderung der elastischen Eigenschaften der Zellhaut durch das Licht als die Ursache des Heliotropismus (II, § 127), die plastische Senkung der Wurzel (II, § 128) oder die mechanische Senkung der specifisch schwereren Nährstoffe und die hierdurch einseitig geförderte Ernährung (und Wachsthumsthätigkeit) als die Ursache des negativen Geotropismus (II, § 127) angesprochen.

Indem man so die directen (mechanischen) Wirkungen des äusseren Agens und die sich daraus als nothwendige Folge ergebenden Bewegungen als den ganzen Inhalt der Reaction ansah, wurde verkannt, dass alle diese Vorgänge in Wirklichkeit verwickelte physiologische Auslösungsprocesse (Reizvorgänge) sind. Allerdings hatte schon 1824 Dutrochet[1]) ausgesprochen, dass bei den heliotropischen, geotropischen etc. Bewegungen das Licht, die Schwerkraft etc. nur die veranlassende Ursache seien, jedoch muss dieser Forscher von dem Wesen der Sache nicht recht durchdrungen gewesen sein, da er späterhin[2]) oft in directen Widerspruch mit den früher ausgesprochenen Principien geräth. Jedenfalls ist aber z. B. in der ausgezeichneten Experimentalphysiologie von Sachs[3]) die causale Auffassung der langsameren Reizbewegungen noch von der angedeuteten mechanistischen Auffassung beherrscht. Nachdem ich dann 1877[4]) betont hatte, dass es sich in diesen und anderen Vorgängen um physiologische Auslösungsprocesse handelt, wurde der Gegenstand, auch in Bezug auf die Reizbewegungen, in der I. Auflage dieses Buches[5]) in einer Weise aufgefasst und behandelt, die durchaus mit dem heutigen Standpunkt übereinstimmt. An der besagten Stelle ist auch die hohe Bedeutung der Untersuchungen von Ch. Darwin[6]) hervorgehoben, durch welche nachgewiesen wurde, dass sich in manchen Fällen die perceptorischen, ductorischen und motorischen Processe räumlich getrennt abspielen (über autonome Bewegungen vgl. II, § 79).

Unserer Aufgabe gemäss haben wir auch in diesem Falle mit den gegebenen Eigenschaften zu rechnen und nicht die Frage zu discutiren, in welcher Weise die Bewegungsfähigkeit und die specifischen Reactionsfähigkeiten erworben wurden. Jedenfalls ist aber die Bewegungsfähigkeit die nothwendige Voraussetzung sowohl

1) Dutrochet, Réch. s. l. structure intime d. animaux et d. végétaux 1824, p. 107, 117, 130 u. s. w.

2) Dutrochet, Memoir. anatom. et physiol. d. végétaux etc. 1837.

3) J. Sachs, Experimentalphysiol. 1865.

4) Pfeffer, Osmot. Untersuch. 1877, p. 202.

5) Pfeffer, Pflanzenphysiol. 1881, Bd. I, p. 3; Bd. II, p. 117, 178, 286, 327 u. s. w. Bald darauf hat Sachs (Vorlesung über Pflanzenphysiologie 1882, p. 717) die Allgemeinheit der Reizvorgänge hervorgehoben, in denen er aber etwas von den Auslösungsprocessen Verschiedenes sieht. Zudem befindet sich Sachs in dem Irrthum, dass eine jede Reizreaction einen labilen Zustand voraussetze. — Näheres über die historische Entwickelung bei Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 10 (Sep. a. Verh. d. Gesell. deutsch. Naturf. und Aerzte zu Nürnberg). Siehe auch dieses Buch Bd. I, § 3.

6) Ch. Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876; Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881.

für eine autogene, als auch für eine aitiogene Bewegung, die sich nur darin unterscheiden, dass die Bewegung in dem einen Falle durch einen inneren, in dem anderen Falle durch einen äusseren Anstoss (Reiz) veranlasst und dirigirt wird (vgl. Bd. II, p. 161). Ueber diese Beziehungen war Ch. Darwin[1]) offenbar nicht im Klaren, als er die Ansicht aussprach, dass alle Krümmungsbewegungen nur modificirte Circumnutationen seien. Denn in dieser Auffassung ist der Existenz und dem Ursprung der verschiedenen Sensibilitäten (ebenso der inneren Reize) keine Rechnung getragen, durch die (eben so wie bei dem Menschen durch die perceptorischen Sinnesorgane) veranlasst und ermöglicht wird, dass die Bewegungsfähigkeit zu verschiedenen Zielen und Zwecken ausgenutzt wird. Bei der wachsenden Pflanze, sowie bei der herumschwimmenden Schwärmzelle wird natürlich bei einem autogenen oder aitiogenen Anstoss durch eine Modification der bisherigen Bewegungsthätigkeit erreicht, dass eine Krümmung eintritt, oder dass der Schwärmer nach einer bestimmten Richtung wandert. Jedoch wird z. B. bei der geotropischen Reizung des Grasknotens und in allen Fällen, in welchen das Wachsthum (die Bewegung) stille stand, die Bewegungsthätigkeit erst durch den äusseren Reiz erweckt. Autogene und aitiogene Krümmungen (Bewegungen), die dann, wenn beide angestrebt werden, zusammengreifen, sind also nicht nothwendig miteinander verknüpft. Vielmehr sind beide von specifischen Sensibilitäten (bezw. von inneren Reizen) abhängig, die sich, ebenso wie die Sinnesorgane des Menschen, nicht gegenseitig bedingen. Desshalb ist es auch verständlich, dass eine Pflanze, die lebhafte Circumnutationsbewegungen ausführt, auf äussere Reize nur im geringen Grade mit einer Krümmungsbewegung antwortet und umgekehrt. Ausserdem ergibt sich aus diesem und dem folgenden Paragraphen von selbst, dass es auch Pflanzen giebt und geben kann, in welchen die aitiogene Bewegung in anderer Weise (mit anderen Mitteln) ausgeführt wird, als die autogene Bewegung.

§ 78. Die Mittel zur mechanischen Ausführung der Bewegungen.

Aus § 76 und 77 ergiebt sich bereits, dass die Bewegungen nicht nur in Bezug auf die formale Erscheinung und die veranlassende Ursache, sondern auch in Bezug auf die Bewegungsmechanik Verschiedenheiten bieten. So werden die Schwärmbewegungen und die amöboiden Bewegungen (Kap. XIV) mit anderen Mitteln ausgeführt, als die activen Krümmungen (Kap. XII und XIII), die wir an dieser Stelle allein im Auge haben. Wie wir schon hörten (II, § 76), werden diese Krümmungen zumeist durch Wachsthum (Nutationsbewegungen), in gewissen Fällen (bei den Variationsbewegungen) aber durch elastische Dimensionsänderungen, also durch verschiedene Vorgänge erzielt, die hinwiederum durch differente Processe zu Stande kommen können.

Jedenfalls ist die active Krümmung, ebenso die Verminderung oder die Wiederausgleichung der Krümmung, die Folge einer relativ ungleichen Dimensionsänderung in den antagonistischen Partien der Zelle oder des vielzelligen Organes. Es bedarf keiner näheren Erörterungen, wie durch die entsprechende Lenkung dieser

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 489. — Uebrigens bezweifelt Darwin selbst, dass man die Reizbewegungen der Blätter von Mimosa pudica, der Blatttentakeln von Drosera u. s. w. als eine modificirte Circumnutation ansehen könne. — Vgl. auch Wiesner, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 202.

(physiologischen) Dimensionsänderungen eine geringe oder eine ansehnliche Krümmung erzeugt werden kann, die dauernd bleibt oder nach kurzer oder längerer Zeit wieder ausgeglichen wird. Bei Wiederholung dieser Thätigkeit werden regelmässige oder unregelmässige Schwingungen in einer oder in verschiedenen Ebenen ausgeführt. Wenn aber die Krümmungs- und Ausgleichsthätigkeit ein Organ so umwandert, dass dieses successive nach allen Richtungen der Windrose ausgebogen und also im Kreise herumgeführt wird, so ist damit die circumnutirende Bewegung (Circumnutation) hergestellt, die in auffälliger Weise von dem überhängenden Sprossgipfel der Windepflanzen vollbracht wird (II, § 84). Es ist nicht geboten, im näheren die mechanischen Bedingungen zu discutiren, unter welchen die angedeuteten Bewegungen oder, in anderen Fällen, eine Torsion zu Stande kommen, bezw. zu Stande kommen können. Unter Verweisung auf die bezüglichen Erörterungen bei Nägeli und Schwendener[1]), sei hier nur darauf hingewiesen, dass sich Torsion und Winden nicht immer streng auseinanderhalten lassen, dass man aber im allgemeinen Drehungen, um eine annähernd centrale (in den Stengel etc. fallende) Achse als Tordiren, Drehungen um eine excentrische Achse, also auch das Umschlingen einer Stütze, als Winden bezeichnet.

Da die meisten Pflanzen nur Nutationsbewegungen ausführen, so pflegt mit dem Wachsen die auffällige active Krümmungsthätigkeit zu erlöschen, die natürlich wieder beginnen kann, wenn die Wachsthumsthätigkeit, wie z. B. in den geotropisch gereizten Grasknoten, von neuem aufgenommen wird. Jedoch folgt aus dem Unterbleiben einer activen Krümmung nur, dass eine solche nicht mit genügender Energie durch die Thätigkeit der Pflanze angestrebt wird. Denn bekanntlich lassen sich krautige und verholzte Sprosse merklich und zum Theil sogar sehr ansehnlich beugen, ohne dass die Elasticitätsgrenze überschritten wird. Auch geht aus den Krümmungen, die nach der Längsspaltung eines krautigen Sprosses eintreten (II, § 18), hervor, dass die Energie der Gewebespannung ausreichen würde, um durch eine einseitige Veränderung der Expansionskraft in den antagonistischen Geweben, also durch eine Verschiebung des bisherigen Gleichgewichtszustandes, eine active Beugung zu bewirken, die allerdings nicht ansehnlich ausfallen kann, wenn das Organ eine geringe Biegungsfähigkeit besitzt.

Thatsächlich ist denn auch in denjenigen Organen, die zur Ausführung von Variationsbewegungen bestimmt sind, durch den Aufbau eine grössere Bewegungsfähigkeit hergestellt. Im allgemeinen ist in den Blattgelenken der Leguminosen und anderer Pflanzen die bleibende ansehnliche Krümmungsfähigkeit dadurch erzielt, dass die verholzten, nur wenig dehnbaren Gefässbündel in die Mitte gerückt sind und von einem activen Gewebe umgeben werden, das durch die Elasticität der Wandungen und die Formänderung der Zellen eine ansehnliche Verlängerung und Verkürzung gestattet (II, § 16, 17)[2]). In dem

---

1) Nägeli und Schwendener, Mikroskop, II. Aufl. 1877, p. 416; Schwendener und Krabbe, Abhandlg. d. Berlin. Akad. 1892, p. 56; R. Kolkwitz, Ber. d. bot. Ges. 1895, p. 495 und die an diesen Stellen cit. Literatur.

2) Pfeffer, Die period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 3, 157. Ausser in der an dieser Stelle citirten Literatur finden sich Mittheilungen über den anatomischen Bau von Bewegungsgelenken z. B. bei A. Rodrigue, Bull. d. l. soc. bot. d. France 1894, Bd. 41, p. 128; Schwendener, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1896, p. 535; 1897,

Gefässbündelcylinder, der in Fig. 32 ungefähr die Mitte des Gelenkes einnimmt, liegt also die sich nicht verlängernde neutrale Achse (Fläche), wenn in irgend einer Weise, also z. B. dadurch eine Krümmung herbeigeführt wird, dass die Expansionsenergie (die positive Spannung) des activen Schwellgewebes in der einen Gelenkhälfte steigt oder in der anderen Gelenkhälfte sinkt. In einer solchen Variationsbewegung wird demgemäss die eine (convexe) Flanke erheblich verlängert, während die andere (concave) Flanke in entsprechendem Maasse verkürzt wird. Diese Verkürzung tritt auch rein passiv ein, d. h. auch dann, wenn die concave Flanke durch die steigende Energie in der antagonistischen Gelenkhälfte unter Formänderung der Zellen[1]) comprimirt wird. Uebrigens werden derartige Compressionen auch erzielt, wenn ein Gelenk oder ein anderes Pflanzenorgan innerhalb der Elasticitätsgrenze gewaltsam gekrümmt wird.

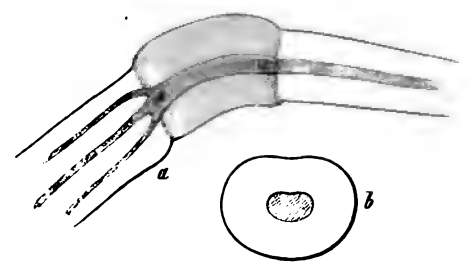


Fig. 32. Längsschnitt (a) und Querschnitt (b) aus dem Blattgelenk von Phaseolus vulgaris (vergrössert).

Bei einer Nutationsbewegung verlängert sich dagegen die Mittelachse (die der neutralen Achse entsprechende Fläche), und von der Grösse des mittleren Zuwachses, von dem Grad der Einkrümmung, der Dicke des Organs u. s. w. hängt es ab, ob die concav werdende Flanke eine Verkürzung oder eine Verlängerung erfährt oder ihre Länge unverändert bewahrt[2]). Der Erfolg ist begreiflicherweise nicht nur von den Wachsthumsveränderungen und den Wachsthumsbestrebungen in den antagonistischen Geweben abhängig, sondern u. a. auch von der gegenseitigen Verkettung dieser Gewebe und von dem Widerstand, den die Gefässbündel oder andere inactive Elemente ausüben. Dass auch dieser Widerstand eine Rolle spielt leuchtet ein, wenn man den Bewegungsmechanismus der Gelenke beachtet und bedenkt, dass z. B. bei einer Krümmungsbewegung in einem jungen, noch wachsthumsthätigen Gelenke der Gefässbündelcylinder (die neutrale Achse) eine gewisse bleibende Verlängerung erfährt.

Durch die mit der Krümmung verbundene Verkürzung, bezw. Verlängerung der antagonistischen Gewebe wird zwar eine ungleiche Relation der Expansions- bezw. der Wachsthumsthätigkeit markirt, aber nicht angezeigt, ob nur eine oder ob beide antagonistischen Hälften activ und ob in diesem Falle die antagonistischen Gewebe gleichsinnig oder ungleichsinnig thätig sind. Thatsächlich werden, wie zu erwarten, verschiedene Combinationen gefunden. Halten wir uns zunächst an die Variationsbewegungen, so bietet Mimosa pudica den

p. 228; 1898, p. 176; M. Möbius, Festschrift für Schwendener 1899, p. 37. — E. Pantanelli, Studii d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori di Robinia et Porliera 1901. Vgl. ferner dieses Buch II, § 104, 128 und Haberlandt, Physiol. Anatom. II. Aufl., 1896, p. 475.

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 73. Weitere Angaben auch in den in Anm. 2 p. 370 citirten Schriften.

2) Pfeffer, Die periodisch. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 17. Vgl. ferner dieses Buch II, § 88, 103, 128 etc.

Fall, dass in Folge einer Reizung nur die eine Gelenkhälfte erschlafft, während die andere Hälfte zwar nicht gereizt wird, jedoch durch die ihr innewohnende positive Spannung bei der Krümmung wirksam ist (II, § 91). Dagegen nimmt bei den photonastischen Reactionen die Expansionsenergie in beiden Gelenkhälften gleichsinnig, jedoch ungleich schnell zu oder ab, so dass die zuerst erzielte Krümmung mit der Zeit theilweise oder ganz ausgeglichen wird (II, § 104). Die Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode (II, § 104), sowie die autonomen Variationsbewegungen (II, § 82) werden dagegen erzielt, indem gleichzeitig das Expansionsstreben in der einen Gelenkhälfte zunimmt, in der anderen aber abnimmt. Dasselbe geschieht, wenn in dem Gelenke eine heliotropische oder geotropische Krümmung ausgelöst wird (II, § 129).

Voraussichtlich kommen auch bei den verschiedenen Nutationsbewegungen alle möglichen Combinationen vor. In den meisten heliotropischen und geotropischen Krümmungen wird das Wachsthum auf der convexen Seite beschleunigt, auf der concaven Seite verlangsamt, während die mittlere Wachsthumsschnelligkeit (das Wachsthum der Mittellinie) etwas verändert wird oder unverändert bleibt (II, § 129). Dagegen werden die durch einen Contact ausgelösten Krümmungen der Ranken (II, § 88), sowie z. Th. die aitionastischen Nutationsbewegungen (II, § 103) erzielt, indem die mittlere Wachsthumsschnelligkeit transitorisch beschleunigt wird, und indem die antagonistischen Hälften gleichsinnig, aber ungleich schnell reagiren. Es ist aber wohl möglich (jedoch noch nicht sicher gestellt), dass in gewissen Fällen die Krümmung zu Stande kommt, indem das Wachsthum nur in einer Hälfte beschleunigt, bezw. verlangsamt wird, oder indem eine Wachsthumsverkürzung eintritt. Eine Wachsthumsverkürzung durch Formänderung der Zellen ist ja für die Wurzeln bekannt (II, p. 15), und falls dieser Vorgang sich einseitig an einem Organe abspielt, wird natürlich eine Krümmung erzeugt werden[1]. Andererseits tritt nach dem Spalten eines ausgewachsenen Sprosses, in Folge der Gewebespannung, eine Krümmung ein, die im wesentlichen durch die Verlängerung der positiv gespannten Gewebe bewirkt und zuweilen durch die Wiederaufnahme des Wachsthums in diesen Geweben noch weiter vergrössert wird (II, § 18).

Jedenfalls ergiebt sich die Krümmung eines Organes stets als die Resultante aus den mechanischen Bestrebungen und Leistungen der mit einander verketteten Zellen und Gewebe. Durch dieses Zusammenwirken werden bekanntlich auch inactive Theile gekrümmt, und es kann sich ereignen, dass die concav werdende Flanke verkürzt wird, dass also die Zellen in dieser comprimirt werden, obgleich in ihnen (wie in der convexen Flanke) eine Beschleunigung des Wachsthums (bezw. eine Steigerung der Expansion) angestrebt wird. Ferner ist es selbstverständlich, dass die einzelnen Zellen und Gewebe in sich kein actives Krümmungsstreben besitzen müssen, um durch die Vereinigung mit antagonistischen Zellen eine Beugung zu verursachen. Thatsächlich kommen viele (autogene und aitiogene) Bewegungen ohne ein eigenes Krümmungsstreben, also dadurch zu Stande, dass sich die mit einander verbundenen Zellen und

1) Ueber die irrige Annahme Kohl's, nach der die tropistischen Nutationskrümmungen durch Contraction der Concavseite erzeugt werden, vgl. II, § 129, 130.

Gewebe ungleich schnell (bezw. mit ungleicher Energie) verlängern. Auch wird z. B. durch die Krümmung, welche bei dem Spalten eines ausgewachsenen Sprosses eintritt, demonstrirt, dass ein Gewebe, das, wie das Mark, im isolirten Zustand geradlinig fortwächst, in Verbindung mit einem Streifen des Holz- und Rindengewebes eine Krümmung erfährt und bewirkt (II, § 18).

Andererseits lehren die Erfahrungen an Algen, Pilzfäden, Haaren u. s. w., dass sich auch die einzelne Zelle activ krümmen kann, indem in den gegenüberliegenden Flanken der Zellhaut ein ungleich schnelles Wachstum ausgeführt wird. (Ueber Krümmungen durch elastische Verlängerung vgl. II, p. 376.) Für ein Gewebe wird also von Fall zu Fall zu entscheiden sein, ob die Krümmung durch die Verkettung der sich ungleich verlängernden Theile oder durch die active Krümmungsthätigkeit der einzelnen Zellen oder Gewebe zu Stande kommt. Hiernach kann man in mechanischer Hinsicht, gleichviel wie die Bewegungen veranlasst und im näheren ausgeführt werden, Gewebekrümmung und Zellkrümmung (und demgemäss z. B. Photonastie oder Heliotropismus der Gewebe oder der Zellen) unterscheiden[1]).

Eine scharfe Trennung wird freilich in vielen Fällen nicht möglich sein. Denn einmal können beide Vorgänge zusammenwirken, und ferner werden offenbar durch die Krümmung und die hiermit erzielten mechanischen Wirkungen vielfach Reize ausgelöst (II, § 36), durch welche das Wachsthum in den verschiedenen Zonen des sich krümmenden Organes so dirigirt wird, wie es der ungleiche Abstand vom Krümmungsmittelpunkt erfordert. Eine derartige Regulation ist in jedem Falle nöthig, also auch dann, wenn durch das active Krümmungsstreben der einzelnen Zellen eine ausgiebige Krümmung erzielt werden soll. Denn wenn nicht zugleich die Zellen der antagonistischen Flanken ungleich schnell wachsen, wird in einem etwas dickeren Organe selbst dann keine merkliche Krümmung eintreten, wenn sich jede einzelne Zelle in der gleichen Richtung zu krümmen sucht. Augenscheinlich wird z. B. in den heliotropischen und geotropischen Krümmungen schon durch den tropistischen Reiz veranlasst, dass sich nicht nur in der einzelnen Zelle, sondern auch in einem Gewebe eine active relative Steigerung der Wachsthumsschnelligkeit von der concaven zu der convexen Flanke einstellt, dass sich also in einer jeden Längslamelle des Sprosses u. s. w. eine active Krümmungsthätigkeit entwickelt (II, § 129). Dagegen dürften viele autonastischen und aitionastischen Bewegungen durch den Antagonismus der Gewebe, also durch eine Gewebekrümmung, bewirkt werden.

Die methodische Forschung hat zunächst die Vertheilung der activen und passiven Gewebe, sowie die relative Wachsthumsenergie (bezw. Expansionsenergie) in den wirksamen Elementen zu ermitteln und aus dem Zusammenwirken dieser Factoren das Zustandekommen der Krümmungsbewegung zu erklären. Mit der Zurückführung auf diese nächsten Bedingungen sind aber natürlich nicht die Processe erklärt, durch welche die der Krümmungsbewegung zu Grunde liegende Modification der Wachsthumsthätigkeit (bezw. der Expansion) veranlasst und bewirkt wird. Da es aber z. B. bei einer Nutationsbewegung nur auf die Realisirung der auf die Krümmung hinarbeitenden Wachsthumsthätigkeit ankommt, so kann ein Erfolg durch einen jeden Wachsthumsvorgang, also

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 414.

sowohl durch plastisches Wachsthum, als auch durch Intussusceptionswachsthum (II, § 8) und unter Umständen durch eine Formänderung von Zellen herbeigeführt werden. Vermuthlich werden aber die verschiedenartigen Wachsthumsprocesse (II, § 8, 9) auch zur Erzielung von Krümmungsbewegungen Verwendung finden. Auch in diesem Falle ist wiederum zu beachten, dass bei formaler Gleichheit des Enderfolges sehr wohl Verschiedenheiten in Bezug auf die näheren oder ferneren motorischen Vorgänge und ebenso in Bezug auf die veranlassenden sensorischen Processe bestehen können.

Bei Behandlung der Wachsthumsmechanik ist bereits erwähnt, dass die intermittirende Zuwachsthätigkeit und somit die mit dieser verknüpften Nutationsbewegungen des Fadens von Oedogonium durch plastisches Wachsen vermittelt werden (II, p. 35), das vielleicht auch bei der Ausführung von Nutationsbewegungen vielfach thätig ist. Auch ist früher (II, p. 31) erörtert, dass die Wachsthumsschnelligkeit gewöhnlich nicht durch eine Veränderung der Turgorspannung, sondern auf andere Weise regulirt wird, und dass sogar während einer geotropischen oder heliotropischen Krümmung die Turgorenergie in der convex werdenden Hälfte, also gerade in denjenigen Zellen etwas sinkt, deren Wachsthum erheblich beschleunigt wurde (II, § 8, 130). Bis dahin ist überhaupt noch in keinem Falle sichergestellt, dass (was ja möglich wäre) die zur Krümmung führende Wachsthumsveränderung durch eine entsprechende Variation der Turgorspannung verursacht wird. Denn die diesbezüglichen positiven Annahmen verschiedener Forscher basiren nicht auf sicher gestellten Thatsachen und sind zum guten Theil aus unrichtigen Anschauungen über das Zustandekommen des Flächenwachsthums der Zellhaut entsprungen (II, § 8, 9)[1]. Uebrigens ist einleuchtend, dass durch die Veränderung des osmotischen (hydrostatischen) Druckes nicht die Reizkrümmung eines einzelligen (radiären) Organes bewirkt werden kann, die auf einem ungleich schnellen Wachsthum der Zellhaut in zwei opponirten Flanken beruht. Sicherlich wird aber die Turgorenergie bei Krümmungsbewegungen, ebenso gut wie bei der Erzielung der Gewebespannungen, durch die entsprechende Lenkung des Wachsthums der Zellhaut zu äusseren und inneren Arbeitsleistungen nutzbar gemacht (II, § 35, Kap. XVI).

Die Expansionsänderungen, auf welchen die Variationsbewegungen beruhen, dürften der Regel nach durch eine active Veränderung der Turgorkraft verursacht werden, die zur Folge hat, dass die elastische Spannung der Zellwand mit der Steigerung der Turgorenergie zunimmt, mit der Verminderung der Turgorenergie abnimmt (vgl. II, § 16, 17). Je nachdem die Zellwand nur wenig oder ansehnlich gedehnt ist, wird bei einer Senkung des Turgors der Gleichgewichtszustand zwischen der Turgorenergie und der Hautspannung schon nach einer geringen oder erst nach einer erheblichen Contraction der Zellhaut und der Zelle wieder hergestellt sein. In den meisten Fällen ist die elastische Dehnung der Wandung so gering, dass an der einzelnen Zelle, sogar bei völliger Aufhebung des Turgors, nur eine geringe und zum Theil eine kaum messbare Verkürzung eintritt.

1) Beiläufig sei erwähnt, dass H. de Vries (Sur les mouvements auxotoniques d. organs végétaux 1880, Sep. a. Archives Néerlandaises Bd. 15), nach dessen Annahme auch die Nutationsbewegungen hauptsächlich durch Turgorveränderungen bewirkt werden sollen, vorschlug, die durch Turgorsteigerung erzielten Bewegungen auxotonische, die durch Turgorsenkungen erzielten allassotonische zu nennen.

Bei den Zellen der Staubfäden der Cynareen ist aber die elastische Zellwand derart gedehnt, dass schon eine partielle Senkung des Turgors eine ansehnliche Contractionsbewegung der Zelle verursacht (II, § 16, 91)[1].

Aber auch dann, wenn sich die isolirte Zelle nicht merklich contrahirt, kann in einem Gewebecomplex durch die Senkung des Turgors eine auffällige Krümmungsbewegung bewirkt werden. Denn wenn, wie es z. B. in den Bewegungsgelenken der Mimosa pudica zutrifft, durch die Reizung die Turgorkraft, und somit die Steifheit und die Widerstandsfähigkeit, nur in den Zellen der einen Gelenkhälfte vermindert wird, so werden diese Zellen durch die Expansionsenergie der anderen (nicht reizbaren) Gelenkhälfte so lange comprimirt, bis wiederum das Gleichgewicht zwischen den beiden antagonistischen Geweben hergestellt ist (II, § 17, 91). In gewissen anderen Fällen, so in den heliotropischen und geotropischen Variationsbewegungen, wird die Einkrümmung des Gelenkes dadurch erzielt, dass die Turgorkraft in der einen Gelenkhälfte abnimmt, während sie gleichzeitig in der antagonistischen Hälfte zunimmt.

Einen analogen Erfolg wie die active Variation des Turgors durch eine physiologische Reaction hat auch die Veränderung des Turgors durch eine plasmolytische Wirkung oder durch eine überwiegende Transpiration. Es ist ja auch allgemein bekannt, dass das Welken und die hiermit verknüpften Bewegungen krautiger Pflanzentheile durch die Senkung der Turgorenergie und die hierdurch bewirkte Verminderung der Steifheit (Tragfähigkeit) der dünnwandigen Zellen verursacht werden (II, § 16, 17). Sind aber die Zellen und Gewebe derart gebaut, dass die künstliche Aufhebung des Turgors keine bemerkliche Bewegung hervorruft, so kann eine solche natürlich auch nicht durch eine physiologische Turgorsenkung bewirkt werden. In diesem Falle kann also eine ansehnliche Turgorschwankung stattfinden, ohne dass sie uns durch eine Bewegungsreaction angezeigt wird.

Bleibt die Turgorkraft constant, so kann eine active Variationsbewegung nur durch die Modification der Eigenschaften der Zellhaut bewirkt werden. So wird eine Verminderung der Elasticität der Wandung eine Steigerung der Turgordehnung, eine Erhöhung der Elasticität eine Verminderung der Turgordehnung zur Folge haben. Ausserdem könnte eine Veränderung der Quellungsfähigkeit eine active Dimensionsänderung der Zellhaut verursachen. Zwar muss man die Möglichkeit zugeben, dass die Zellhaut unter dem Einfluss des lebendigen Protoplasten derartige Veränderungen dauernd oder vorübergehend erfährt, jedoch ist bis dahin nicht erwiesen, dass auf diese Weise eine auffällige und reversible Variationsbewegung erzielt wird.

Der von dem Protoplasten gegen die Zellwand ausgeübte Druck kann, wie früher (I, p. 118) dargethan ist, bei dem normalen Aggregatzustand des Protoplasmas im wesentlichen nur auf osmotischer Energie beruhen. Wenn indess das Protoplasma höhere Cohäsion gewinnt, vermag es auch auf andere Weise, sagen wir kurz durch seine Eigengestaltung, ansehnliche mechanische Leistungen gegen eine Widerlage zu vollbringen (vgl. II, 137, 140). Das ist z. B. aus der Bewegungs- und Arbeitsthätigkeit der Cilien zu ersehen, und es ist nicht unmöglich,

---

1) Vgl. über dieses und das folgende: Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 325; Studien zur Energetik 1892, p. 216, 221 etc.

dass durch die Eigengestaltung des Protoplasmas, insbesondere bei kleinen Organismen, ein ansehnlicher Druck gegen die umkleidende Zellwand ausgeübt wird. Falls dieser asymmetrisch vertheilt ist, so kann auf diese Weise auch eine Krümmung der einzelnen, isolirten Zelle bewirkt werden, die sich bei Steigerung oder Verminderung des hydrostatischen (osmotischen) Druckes natürlich nur krümmt, sofern die Zellhaut in den antagonistischen Flanken der Zelle ungleich dehnbar ist. Da aber die elastischen und anderweitigen Eigenschaften durch physiologische Einflüsse modificirbar sind, so ist auch an der isolirten Zelle eine Variationskrümmung auf verschiedene Weise möglich.

Wenn z. B. erwiesen ist, dass die Variationsbewegung durch die Veränderung der Turgorenergie, also durch den Antagonismus zwischen dieser Variablen und der (constant) elastisch dehnbaren Zellhaut, zu Stande kommt, so ist die Zellmechanik auf die nächsten Factoren zurückgeführt. Eine weitere Frage ist dann, wie die Turgorschwankung bewirkt und veranlasst wird, denn thatsächlich kann eine Veränderung des osmotischen Druckes auf verschiedene Weise verursacht werden (I, p. 124). So wird eine Turgorsenkung bei einer jeden Verminderung der osmotisch wirksamen Substanzen eintreten, mag diese Verminderung durch eine Ausfällung, durch eine physiologische Verbrennung, durch die Bildung von minder wirksamen löslichen Stoffen (grösseren Molekülen) oder in anderer Art erzielt werden. Ferner tritt eine Senkung des Turgors ein, wenn durch die Thätigkeit der Zelle dafür gesorgt wird, dass die osmotisch wirksamen Stoffe aus dem Protoplasten exosmiren (I, § 17, 22). Verbleiben diese Stoffe in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellhaut, so wird dadurch der osmotische Druck gegen die Zellwand ebenso vermindert, wie durch gelöste Stoffe, die man künstlich zufügt, oder die durch die Thätigkeit des Organismus in der die Zelle umgebenden Flüssigkeit geschaffen werden. Im einen wie in dem andern Falle kann durch die Wiederaufnahme des Secretes, durch die Neubildung osmotisch wirksamer Stoffe u. s. w. die Turgorsenkung ausgeglichen und der frühere Spannungszustand wieder hergestellt werden[1]). In dem regulatorischen Getriebe des Organismus werden aber allgemein, und speciell auch in Bezug auf den Turgor, durch eine Störung die Reactionen erweckt, die auf die Ausgleichung der Störung berechnet sind (I, p. 518, II, p. 32).

Infolge der Turgorsenkung muss sich das Volumen der Zelle so lange unter Hervorpressung von Wasser vermindern, bis der Gleichgewichtszustand zwischen der mit der Contraction abnehmenden Spannung der Zellhaut und der mit der Volumabnahme (Concentration) des Zellsaftes zunehmenden osmotischen Leistung des Zellinhaltes hergestellt ist. Sofern die Turgorsenkung plötzlich eintritt, und sofern die Beschaffenheit der Zelle ein schnelles Hervorpressen des Wassers gestattet, ist es auch möglich, dass die Bewegung so schnell verläuft, wie in den Reizbewegungen der Staubfäden der Cynareen und der Blattgelenke von Mimosa pudica, Reactionen, bei welchen das hervortretende Wasser in die Intercellularräume gepresst wird. Dass aber diese und ebenso andere Zellen mit leicht permeabler Wandung eine genügend schnelle Druckfiltration des Wassers zulassen, ist aus der Schnelligkeit ersichtlich, mit der bei plötzlichem Zutritt einer

---

1) Vgl. Pfeffer 1890, l. c. p. 331.

Salzlösung die Contraction der Zelle, bezw. die Plasmolyse eintritt. (Pfeffer 1890, l. c., p. 327.)

Da es sich bei diesen Reactionen um eine Druckfiltration, also um ein Hervorpresssen des Wassers durch den von der gespannten Zellhaut ausgeübten Druck handelt, so ist es für den Erfolg einerlei, auf welche Weise der wirksame Druck hergestellt wird. Auch lässt sich aus dem schnellen Verlaufe der Bewegung kein bestimmter Schluss auf die Ursache der Turgorsenkung ziehen, da eine jede der angedeuteten Modalitäten plötzlich eintreten und somit die Bedingungen für einen schnellen Verlauf der Reaction herstellen kann. Aus der hohen Energie, mit welcher diese Bewegungen angestrebt und ausgeführt werden, ergiebt sich aber, dass die Betriebskraft nicht durch die Eigengestaltung (active Contraction) des Protoplasmas gewonnen werden kann, während die zur Verfügung stehende osmotische Energie vollkommen ausreicht, um so hohe mechanische Leistungen zu vollbringen. (Vgl. Pfeffer, 1890, l. c, p. 329.)

In den einzelnen Abschnitten wird im näheren mitgetheilt werden, was in concreten Fällen über die Veranlassung und die Ausführung der Krümmungsbewegungen, überhaupt über bestimmte Bewegungsvorgänge bekannt ist. In Bezug auf die Mechanik wird zunächst immer zu entscheiden sein, ob eine Variations- oder eine Nutationsbewegung vorliegt. Trifft letzteres zu, so muss man darnach streben, durch geeignete Messungen zu ermitteln, ob die Krümmung ohne oder mit Veränderung der mittleren Wachsthumsschnelligkeit zu Stande kommt, und ob bei Zunahme dieser auch in der concav werdenden Flanke eine Beschleunigung des Wachsthums angestrebt wird. Durch geeignete mikrometrische Messungen lässt sich auch an kleinen Objecten eine ausreichende Genauigkeit erzielen [1]. Bei der mikroskopischen Controle einer kurzen Strecke wird zudem durch die Messung der Sehne die Länge des zugehörigen Bogenstückes mit genügender Genauigkeit bestimmt.

Wie früher (I, p. 127) dargethan wurde, kann eine Veränderung der osmotischen Energie nur dann durch die plasmolytische Methode ermittelt werden, wenn die Variation bestehen bleibt, also nicht, wie z. B. in den activen Zellen des Blattgelenkes von Mimosa pudica, nur transitorisch auftritt und sogleich wieder ausgeglichen wird. Uebrigens ist zur richtigen Beurtheilung der Turgorspannung in den gekrümmten Organen zu beachten, dass die osmotische Energie mit der Compression und der Volumabnahme der Zelle steigt. Natürlich folgt aus der Thatsache, dass durch die osmotische Wirkung von Salzlösungen der Turgor und die durch diesen bewirkte elastische Dehnung der Zellhaut aufgehoben werden, noch nicht, dass die Bewegung durch den Wechsel der osmotischen Energie verursacht wird.

Speciell bei Variationsbewegungen vermag die Controle der Biegungsfestigkeit (vgl. II, p. 63) einigen Aufschluss über die Expansionsänderungen in den antagonistischen Geweben zu geben. Denn die Biegungsfestigkeit wird zunehmen, wenn die Expansionskraft nur in einer oder in beiden Gelenkhälften steigt, und abnehmen, wenn die Expansionsenergie in einer oder in beiden Gelenkhälften fällt, während die Constanz der Biegungsfestigkeit anzeigt, dass die Bewegung durch die entgegengesetzte Expansionsänderung in den antagonistischen Geweben

---

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 293; Periodische Bewegungen 1875, p. 15; Physiolog. Untersuch. 1873, p. 27. Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 24.

bewirkt wurde. Die Biegungsfestigkeit wird nach Brücke[1]) ermittelt, indem man die Ausbiegung feststellt, die sich ergiebt, wenn das Organ in normaler und darauf in umgekehrter Lage horizontal gehalten wird. Diese Winkeldifferenz wird an einem Gradbogen abgelesen, der so befestigt ist, dass er mit seinem Mittelpunkt auf das Gelenk eingestellt ist. Ausserdem wird z. B. eine Zunahme der Biegungsfestigkeit dadurch angezeigt, dass die Ausbiegung abnimmt, die ein bestimmter Gewichtszug an dem jedesmal in gleicher Lage befindlichen Organe hervorruft[2]).

Aus der Hebung einer ansehnlichen Last bei den geotropischen Bewegungen ist zu ersehen, dass durch eine Krümmungsbewegung eine ansehnliche Aussenarbeit geleistet werden kann (II, § 128, 166). Ferner giebt der Gegendruck, der nöthig ist, die Bewegung aufzuhalten, ein Maass für die Energie, mit der die Krümmung angestrebt wird[3]). Natürlich kann durch ein Organ, das, wie eine plastische Wurzel, leicht ausbiegt, keine ansehnliche Druckwirkung erzielt werden (II, § 35, 128).

Da die Nutationsbewegungen durch die Wachsthumsthätigkeit bewirkt werden, so ist es begreiflich, dass durch dieselben, ebensogut wie durch die Wachsthumsthätigkeit, eine hohe Aussenleistung vollbracht werden kann (vgl. II, § 35, 128, 166). In den Nutationsbewegungen wird also der Regel nach die Aussenleistung erzielt, indem die Turgorenergie durch die Entspannung der Zellhaut gegen die Widerlage gelenkt wird. Aber auch bei den Variationsbewegungen wird, wie wir hörten, die Betriebskraft im allgemeinen durch die osmotische Energie geschaffen, indem entweder der Turgor steigt, oder indem die zuvor durch die osmotische Energie erzeugte elastische Spannung der Haut durch die Senkung des Turgors nutzbar gemacht wird (II, Kap. XVI).

Sind die antagonistischen Bestrebungen symmetrisch vertheilt, so unterbleibt natürlich eine Krümmung, die sich demgemäss nicht in einem radiären Spross, wohl aber mit grosser Energie einstellt, wenn dieser Spross durch einen medianen Längsschnitt in zwei Hälften gespalten wird (II, § 18). Die Krümmungsenergie hängt ferner von der Vertheilung der activen Elemente ab, weil der Hebelarm, an welchem diese angreifen, mit der Entfernung von der neutralen Achse (dem Drehpunkt) vergrössert wird. Zur Veranschaulichung der obwaltenden Verhältnisse wollen wir annehmen, es seien an dem einen Ende eines längeren, dünnen Stahlbandes, senkrecht gegen dieses und nahe bei einander zwei Metallplättchen aufgelöthet. Wird dann zwischen diese Platten ein wachsthumsthätiges Stengelstück (oder auch ein comprimirtes Kautschukstück) gebracht, so entwickelt dieses einen Druck gegen die aufgelöthete Platte, die den kurzen Arm eines Winkelhebels bildet. Man muss folglich an dem von dem übrigen Theil des Stahlbandes gebildeten längeren Arm zur Aequilibrirung des Krümmungsstrebens ein um so ansehnlicheres statisches Moment wirken lassen, je ferner von dem Stahlband, also von der neutralen Achse und dem Drehpunkt das active

1) Brücke, Müller's Archiv f. Physiol. 1848, p. 452. Vgl. Pfeffer, Period. Bewegung. 1875, p. 89.

2) Schwendener (1897), Gesammelte Abhandlg., Bd. II, p. 237.

3) Zur Messung wendet man am besten Apparate an, die schon nach einer geringen Ausbiegung den genügenden Gegendruck liefern. Ueber solche Apparate, die nach dem Princip der Briefwaage hergestellt sind, oder in denen durch die Spannung einer Feder der Gegendruck erzielt wird, vgl. Pfeffer, Periodische Bewegung. 1875, p. 9, 97; Druck- und Arbeitsleistung 1893, p. 389; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 345. Auch der in diesem Buche p. 146, Fig. 22 abgebildete Federapparat lässt sich verwenden.

Gewebe (oder das Kautschukstück) angebracht ist und angreift. Je mehr also in einem Organe die activen Zellen und Gewebe gegen die Peripherie rücken, um so günstiger gestaltet sich das Krümmungsmoment, d. h. die Lage des Schwerpunktes in diesem System von parallelen Kräften, die gegen eine durch das Bewegungsorgan gelegte Querschnittsfläche gerichtet sind. Folglich sind die Vertheilung der activen Zellen, die von diesen entwickelten Aussenleistungen und die Lage des resultirenden Schwerpunktes noch nicht exact bestimmt, wenn das zur Aequilibrirung nothwendige statische Moment ermittelt ist[1]). Dem Wesen nach gelten diese Erörterungen ebensowohl für eine Variations-, als auch für eine Nutationsbewegung, sowie ferner für eine kurze und eine lange Bewegungszone. Diese lässt sich übrigens beliebig verkürzen, indem man den übrigen Theilen die Ausführung der angestrebten Bewegung durch eine geeignete Bandage unmöglich macht[2]).

Es ist nicht nöthig, besonders auf verschiedene Verhältnisse einzugehen, die nach dem Gesagten ohne weiteres verständlich sind. So ist klar, dass ein dünnes Organ in Bezug auf die Ausgiebigkeit und die Schnelligkeit der Bewegung im Vortheil ist, weil zur Erzielung derselben Einkrümmung die peripheren Gewebe eines dickeren Organes eine ansehnlichere Verlängerung ausführen müssen[3]). Uebrigens tritt die Krümmung, oder die ansehnlichste Krümmung, nicht immer in der schnellst wachsenden Region ein, da sich die Krümmungsbedingungen zuweilen erst späterhin einstellen (II, § 128, 129). Ferner werden die Krümmungsbewegungen durch die Aussenbedingungen in analoger Weise beeinflusst, wie das Wachsthum und die übrige Thätigkeit der Pflanze. Es ist deshalb begreiflich, dass in gewissen Fällen (z. B. bei Ranken) die Bewegung durch die reichliche Zufuhr von Wasser beschleunigt, in anderen Fällen (z. B. Mimosa) aber die Reactionsfähigkeit durch die Injection der Intercellularräume mit Wasser beeinträchtigt oder aufgehoben wird.

Kapitel XII.

Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I.

Autonome Bewegungen.

§ 79. Vorkommen und Verbreitung.

Autonome (autogene, spontane) Bewegungen nennen wir alle Bewegungsvorgänge, die bei völliger Constanz der Aussenbedingungen durch die Eigenthätigkeit des Organismus vollbracht werden (II, p. 161). Somit ist die ganze

1) Vgl. Pfeffer 1875, l. c. p. 99; 1893, l. c. p. 392.

2) P. Meischke l. c. p. 348.

3) Vgl. Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 173; dieses Buch II, § 129.

automorphotische Entwicklung eine autogene Bewegung (vgl. II, p. 247). Jedoch betrachten wir an dieser Stelle nur die spontanen Krümmungsbewegungen, berücksichtigen also nicht die locomotorischen Bewegungen, die Schwingungen der Cilien, die Protoplasmaströmung u. s. w., die ebenfalls autogene Vorgänge sind (II, Kap. XIV).

Je nachdem sich die Bewegung wiederholt, also in Schwingungen um eine Gleichgewichtslage besteht, oder (wie z. B. bei der Entfaltung der Knospen) nur einmal eintritt, also dazu dient, das Organ in eine neue Gleichgewichtslage zu bringen, pflegt man periodische (oscillirende) und einmalige (ephemere) Bewegungen[1]) zu unterscheiden, zwei Typen, die natürlich durch Uebergänge und Combinationen verknüpft sind. Uebrigens fehlen periodische Bewegungen keinem wachsenden Organe. Denn wie wir bereits hörten (II, p. 20), oscillirt die Zuwachsbewegung derart, dass die Spitze eines Organes abwechselnd langsamer und schneller fortrückt und in Folge der periodischen Krümmungen eine complicirte Raumcurve beschreibt. Fallen diese autonomen Ausbiegungen vielfach sehr gering aus, so können sie doch bei genügender Vergrösserung überall erkannt werden, und zwar ebensowohl bei höheren Pflanzen, als auch bei Organismen oder Organen, die aus einer Zelle (Phycomyces, Mucor[2]) oder aus einer Zellenkette (Spirogyra, Penicillium etc.) aufgebaut sind. Die Allgemeinheit dieser Oscillationen geht schon aus den Versuchen von Ch. Darwin[3]) hervor, obgleich in diesen die Aussenbedingungen einen gewissen Einfluss ausübten, und wird z. B. durch die Experimente bestätigt, die Fritzsche (l. c.) bei voller Constanz der Aussenbedingungen ausführte.

Bei ansehnlicher Bewegungsthätigkeit ist aber leicht zu erweisen, dass die Oscillationen nicht durch eine Veränderung in den Aussenbedingungen, sondern durch innere Ursachen veranlasst werden. Solche auffällige periodische Krümmungsnutationen sind z. B. die kreisenden Bewegungen des Sprosses der Schlingpflanzen, sowie die hin- und hergehenden Schwingungen der Blüthenschäfte von Tulipa, Allium u. s. w., die zum Theil soweit gehen, dass der Spross während der Entwickelung bogig abwärts gekrümmt wird[4]). Dass aber nicht nur ein Ge-

1) A. P. de Candolle (Mémoires d. savants étrangers d. l'Institut de France 1806, Bd. I, p. 338) nannte die sich einmal öffnenden Blüthen ephemere Blumen, die sich wiederholt öffnenden Aequinoctialblumen. Fernerhin ist dann »ephemer« in dem bezeichneten, weiteren Sinne benutzt worden.

2) Fr. Darwin, Bot. Ztg. 1881, p. 474; C. Fritzsche, Ueber die Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren. Leipzig. Dissertation 1899, p. 9 (Phycomyces); J. Wortmann, Bot. Ztg. 1881, p. 384 (Mucor stolonifer).

3) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, übers. v. Carus 1881. Dass schon eine geringe Modification der Aussenbedingungen einen gewissen Erfolg haben kann, ist bekannt und z. B. auch aus den Versuchen von Ch. Darwin und Fritzsche (l. c.) zu ersehen. Für Pilze vgl. z. B. auch M. O. Reinhardt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 479; C. Sokolowa, Das Wachsthum d. Wurzelhaare und Rhizoiden 1897. Weitere Literatur in § 79—82. In den meisten Experimenten Ch. Darwin's wurde schon durch die Befestigung eines Zeigers an dem wachsenden Organ eine gewisse Störung bewirkt. Ueber Methodik siehe II, p. 387.

4) Thatsachen bei Ch. Darwin, l. c. und in den andern schon citirten Schriften. Ferner bei: Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 323; Lecoq, Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1867, p. 153 (Blatt von Colocasia); F. Müller, Jenaische Zeitschr. f. Medic. u. Naturwiss. 1870, Bd. 5, p. 134 (Blüthenstiele von Alisma); Sachs, Lehrbuch, III. Aufl.

webekomplex, sondern auch die einzelne Zelle (Zellkette) ansehnliche autonome Krümmungsbewegungen auszuführen vermag, wird unter anderem durch die Stolonen von Mucor stolonifer (Wortmann l. c.) sowie durch die Fäden von Spirogyra und anderen Zygnemaceen demonstrirt. Bei diesen Algen kann man leicht verfolgen, dass der Faden durch die Nutation in verschiedener Weise und nicht selten bis zur Bildung von Ringen und Schlingen eingebogen wird, um sich dann nach einiger Zeit wieder gerade zu strecken. Ebenso wie bei dem Längenwachsthum (II, p. 21) pflegen Perioden relativer Ruhe und erhöhter Thätigkeit abzuwechseln, in welchen dann schon in wenigen Minuten eine ansehnliche, in 10—30 Minuten eine ringförmige Krümmung erzielt werden kann[1]). In Verbindung mit dem stossweisen Wachsthum führt auch der Faden von Oedogonium zeitweise eine ansehnliche Seitenbewegung aus, die ja entstehen muss, wenn der vorbereitete Zellstoffring einseitig einreisst und somit eine einseitige Förderung des plastischen Hautwachsthums eintritt (II, p. 11, 21).

Da die Pflanzen ungleich befähigt sind, da sich ferner die Ausgiebigkeit der Bewegungsthätigkeit mit dem Entwicklungsstadium und mit den (constanten) äusseren Bedingungen ändert, so giebt es alle Abstufungen zwischen geringfügigen und ansehnlichen Nutationen. Durch diese werden gleichmässige und regelmässige Curven selbst dann nicht beschrieben, wenn eine ausgesprochene Tendenz besteht, entweder kreisende oder pendelartige Bewegungen auszuführen. Im letzteren Falle pflegen die an sich gekrümmten Bewegungsbahnen in unregelmässiger Weise sich zu durchkreuzen. Aber sogar bei den elegantesten Circumnutationen ändert sich häufig die Neigung des Organes, das sich gelegentlich auch einmal gerade streckt und eine hin- und hergehende Schwingung vollführt[2]). Andererseits kann bei den geringfügigen Bewegungen vorübergehend einmal eine kreisende oder eine pendelartige Bewegung bemerklich werden, obgleich die Projection der sich fortbewegenden Spitze des Organs eine ganz unregelmässige Curve zu liefern pflegt (Fig. 33 u. 34). Bei flächenförmigen, bezw. dorsiventralen Organen wird jedoch im allgemeinen aus rein

---

1873, p. 827; Rodier, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 961 (Ceratophyllum); Wiesner, Bewegungsvermögen 1881; H. Vöchting, Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 186 u. s. w.; A. Hansgirg, Phytodynamische Untersuch. 1889; Beihefte z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 248; Phycolog. und Phytophysiol. Unters. 1893; Askenasy, Ber. d. bot. Ges. 1890, p. 77 (Maiswurzel); [A. Schulz, Ber. d. bot. Gesellsch. 1902, p. 526, 580; Neubert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 149 (Allium); O. Richter, Ber. d. bot. Gesellsch. 1903, p. 175 (Keimlinge)].

1) Diese Bewegungen der Zygnemaceen waren schon Link (Grundlehren d. Anatom. und Physiol. 1807, p. 263), sowie Meyen (Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 567) bekannt und wurden von Hofmeister (Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg 1874, Bd. 30, p. 211) und von Oltmanns (Flora 1892, p. 199) näher studirt. Dass sie auch bei vollster Constanz der Aussenbedingungen vor sich gehen, wurde in meinem Institut durch E. Winkler (Krümmungsbewegungen von Spirogyra 1902) sichergestellt. Dieser constatirte auch, dass die Krümmungen bei plötzlicher Tödtung des Fadens erhalten bleiben, dass sie also Wachsthumsbewegungen sind. Zur Demonstration dieser Bewegungen benutzt man am besten isolirte Fäden, die sich auf einem weissen Porzellanteller in Wasser befinden.

2) Vgl. z. B. Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 89; Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1843, II. sér., Bd. 20, p. 314; Fritzsche, l. c. etc.

mechanischen, bezw. aus physiologischen Gründen die Ausbiegung in einer bestimmten Bewegungsebene bevorzugt sein. Das gilt ebenso für die Variationsbewegungen (II, p. 383), die durchschnittlich regelmässiger verlaufen, als die Nutationsbewegungen. Natürlich werden pendelartige Schwingungen vom Beginn des Rückganges ab bis zu einem Maximum beschleunigt. In dieser Curve fehlen aber wohl nie secundäre Oscillationen, die zuweilen auch bei Circumnutationen sehr ansehnlich ausfallen.

Sind die Circumnutationsbewegungen (die revolutive oder die rotirende Nutation)[1] in so hohem Maasse ausgebildet, wie bei dem überhängenden Spross der Windepflanzen und bei vielen Ranken, so pflegen sie der Regel nach in derselben Richtung fortzuschreiten. Jedoch wird bei gewissen Ranken, ferner an dem Spross bestimmter Blattkletterer und sogar bei einigen Windepflanzen auch

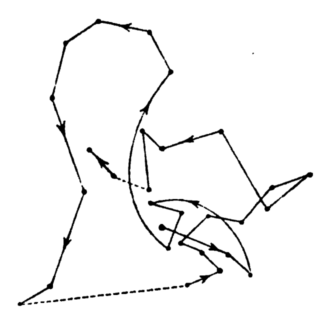


Fig. 33. Nutation des Scheidenblattes der Keimpflanze von Zea Mais. Die Bewegung der Spitze ist ca. 25 mal vergrössert in der Bd. II, p. 387 angegebenen Weise vom 4. Febr. 8½ Uhr Vormittags bis 6. Februar 8 Uhr Nachm. auf einer Glasplatte aufgezeichnet worden. (Nach Ch. Darwin.)

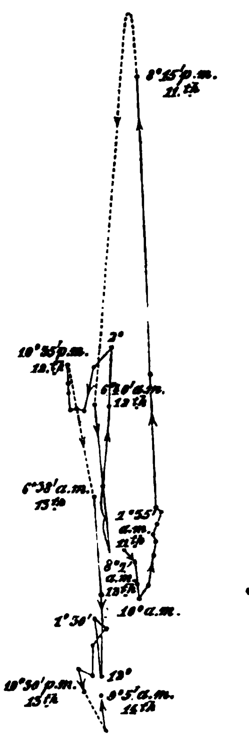


Fig. 34. Circumnutation eines 40 mm langen Cotyledon von Lagenaria vulgaris. Vergrössert. (Nach Darwin.) Die Bewegung ist in derselben Weise wie in Fig. 33, von 11. Juli 7 Uhr 35 Min. Vorm. bis 14. Juli 9 Uhr 5 Min. Vorm. aufgezeichnet.

eine sich wiederholende Umkehrung der Bahn beobachtet[2]). In jedem Falle ist aber die Circumnutation die Folge davon, dass die einseitige (epinastische) Förderung des Wachsthums in entsprechender Weise den Spross umwandert. Demgemäss wechselt an dem circumnutirenden Organe fortwährend die convexe und die vorausgehende Flanke in analoger Weise, wie bei dem an einem Ende fixirten Kautschukschlauch, dessen freies Ende man überbiegt und im Kreise herum-

---

1) Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 1) führte die Bezeichnung Circumnutation, Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 157) die Bezeichnung revolutive Nutation ein.

2) Lit.: Darwin, Bewegungen und Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 27, 37, 35, 47, 63 etc.; O. Müller, Cohn's Beiträg. z. Biologie 1887, Bd. 4, p. 103; Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 65; J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation u. das Winden d. Stengel 1883, p. 11.

führt. Unter diesen Umständen kommt also keine Torsion des circumnutirenden Objectes zu Stande, die aber eintritt, sobald man den Schlauch so herumführt, dass dauernd dieselbe Flanke vorausgeht. Natürlich kann auch durch Torsion (II, p. 386) eine kreisende Bewegung des überhängenden Sprosses erzielt werden.

Wir halten uns hier an die frei nutirenden Organe, welche bei den Schlingpflanzen zur Verfügung stehen, wenn man den über die Stütze hinausgewachsenen Spross oder die (noch tragfähigen) jungen Pflanzen verwendet, an denen die Circumnutation begonnen hat (über das Winden siehe II, § 84). Es pflegt dann bei den Schlingpflanzen der ganze wachsthumsthätige Sprossgipfel nutationsthätig zu sein. Wie die Wachsthumszone (II, p. 13) ist folglich auch der geneigte und circumnutirende Sprosstheil ziemlich lang. Bei dem Hopfen erreicht dieser Sprosstheil z. B. eine Länge von 20—30 cm, bei Hoya carnosa von 80 cm[1]). Bei den dauernd fortwachsenden Sprossen wird auch die Circumnutation continuirlich fortgesetzt, während dieselbe z. B. bei den Ranken mit dem Wachsthum erlischt. Uebrigens beginnt die revolutive Nutation der Ranken erst, nachdem diese sich völlig entfaltet haben, also eine ansehnliche Länge besitzen[2]). Auch bei den Windepflanzen wird eine ansehnliche Circumnutation erst aufgenommen, nachdem die Keimpflanze eine gewisse Höhe erreicht, also ein oder einige nicht circumnutirende Internodien entwickelt hat[3]).

Unter günstigen Bedingungen wird z. B. von Scyphanthus elegans, Akebia quinata, Convolvulus sepium, Phaseolus vulgaris ein Umlauf in 1—2 Stunden, von Lonicera brachypoda in 5—6, von Adhatoda cydoniaefolia aber erst in 24—48 Stunden ausgeführt[4]). Die nicht windenden Stengel von Passiflora gracilis (Darwin, l. c. p. 118), die Ranken von Cobaea scandens u. s. w. circumnutiren übrigens ebenso schnell wie die besten Windepflanzen (Darwin, l. c. p. 82). In allen Fällen ist aber die Bewegungsschnelligkeit unter constanten Aussenbedingungen ansehnlichen Schwankungen unterworfen. (Ueber das Zustandekommen der Circumnutation siehe II, § 80.)

Variationsbewegungen. Autogene Variationsbewegungen scheinen keinem bewegungsfähigen Gelenke zu fehlen. Während aber diese Bewegungen bei den Blättchen von Acacia lophantha ganz geringfügig sind, werden sie schon merklicher bei den Blättchen von Mimosa pudica und Phaseolus vulgaris und sehr ansehnlich bei den Blättchen von Oxalis acetosella und Trifolium pratense, von denen die ersteren eine pendelartige Schwingung von 20—70 Grad in $^3/_4$—2 Stunden, die letzteren eine Schwingung

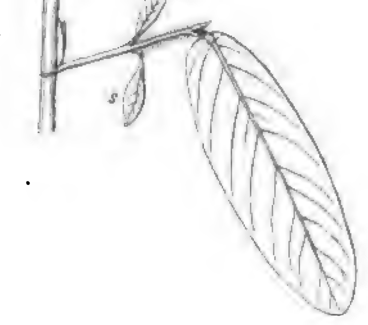


Fig. 35. Ein Blatt von Desmodium gyrans. Natürl. Grösse.

1) Darwin, l. c. p. 3.

2) Darwin, l. c. p. 5; Wortmann, l. c. p. 51; [Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 547].

3) H. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 104; Ch. Darwin, l. c. p. 4, 26, 33 etc.; H. Schenck, Beiträge z. Biologie u. Anatomie d. Lianen 1892, I, p. 128.

4) Ch. Darwin, l. c. p. 23; E. Simons, Contributions from the Botanical Laboratory of Pennsylvania 1898, Bd. 2, p. 66.

von 40—150 Grad in $1\frac{1}{2}$—4 Stunden ausführen[1]). Die schnellsten Bewegungen finden sich aber bei den Seitenblättchen von Desmodium gyrans (Fig. 35 bei *s*, die elliptische Bahnen beschreiben und bei 35° C. einen Umlauf in 85—90 Secunden vollenden[2]).

Die Bewegungen von Desmodium sind aber in einem solchen Grade von einer hohen Temperatur abhängig, dass nach Kabsch (l. c.) die Umlaufszeit auf 4 Minuten verlängert wird, wenn die Temperatur auf 28—30° C. sinkt, und dass bei 22° C. die Bewegungen auf ein Minimum reducirt sind. Anscheinend ändert sich bei dieser circumnutirenden Variationsbewegung die Excentricität der elliptischen Bahn mit der Bewegungsschnelligkeit (Hofmeister, l. c.). Wenn ferner die aufsteigende Bahn langsamer als die absteigende Bahn durchlaufen wird, so wird dieses wohl durch die vermehrte Arbeitsleistung bei der Hebung des Blattes verursacht sein[3]).

Eine sehr ansehnliche, pendelartige Bewegung, die nach Gad[4]) durch Variation vermittelt wird, führt das Gynostemium in der Blüthe von Stylidium adnatum aus. Da hierbei das Gynostemium dem Labellum angepresst und durch eine Klemmvorrichtung an diesem festgehalten wird, so kommt nach der Einleitung der rückgängigen Bewegung eine ansehnliche Spannung zu Stande, die zur Folge hat, dass das Gynostemium eine plötzliche Schnellbewegung ausführt, wenn es durch die zunehmende Spannung losgerissen wird. Diese Schnellbewegung, die begreiflicherweise durch eine Berührung frühzeitiger ausgelöst wird, wurde von Kabsch (l. c.) irrigerweise, analog wie die Reaction der Blätter von Mimosa pudica, als eine physiologische Reizbewegung angesehen. Die Richtigkeit der Gad'schen Deutung ergiebt sich aber daraus, dass die Schnellbewegung unterbleibt, wenn das Labellum beseitigt oder auf dieses ein Stückchen Papier gelegt ist. Indem hierdurch das Functioniren der Klemmvorrichtung unmöglich gemacht wird, bleibt das Gynostemium so lange angepresst, bis endlich die allmähliche Abhebung beginnt, nachdem das innere Streben nach der rückgängigen Bewegung genügend vorgeschritten ist. Eine analoge, physikalische Schnellbewegung kommt natürlich auch zu Stande, wenn die sich bewegenden Blättchen von Desmodium, Trifolium etc. durch ein anderes Blatt, durch einen Papierstreif etc. so lange aufgehalten werden, bis in den Bewegungsgelenken die genügende Spannung entstanden ist. Uebrigens werden auch durch die Wachs-

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 133; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 270. Anderweitige Literatur ist an diesen Stellen citirt.

2) Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 355. An dieser Stelle, ferner bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 332; Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 553; Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 766 ist die anderweitige Literatur über diese schon lange bekannten Bewegungen citirt. Vgl. ausserdem Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 98.

3) Cels, Sylvestre und Hallé, Annal. d. Botanik von Usteri 1796, Stück 19, p. 63; Kabsch, l. c. p. 355.

4) Gad, Bot. Ztg. 1880, p. 216; A. J. Schilling, Der Einfluss der Bewegungshemmung auf d. Arbeitsleist. d. Blattgelenke v. Mimosa pudica, Habilitationsschrift 1895, p. 18. Nach G. P. Burns, Flora 1900, p. 344, soll eine Wachsthumsbewegung vorliegen. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 73.] — Ob die von Lindley (cit. nach Morren, Annal. d. scienc. naturell 1843, II. sér., Bd. 19, p. 91) und Morren (l. c.) beobachteten Bewegungen am Labellum von Megaclinum falcatum und von Pterostylis Wachsthums- oder Nutationsbewegungen sind, ist noch nicht festgestellt. Zudem wird durch erneute Untersuchungen zu entscheiden sein, ob es sich wirklich um autonome Bewegungen handelt. Vgl. auch die Literatur bei A. Hansgirg, Phycolog. u. Phytophysiologische Unters. 1893, p. 149.

thumsenergie z. B. in der Blüthe von Genista und verschiedenen anderen Papilionaceen Spannungen erzeugt, die endlich eine Schnellbewegung zur Folge haben[1]).

Ephemere Bewegungen. Wenn sich eine Pflanze unter constanten Aussenbedingungen entwickelt, wenn also aitiogene Reactionen infolge des Wechsels der Aussenbedingungen ausgeschlossen sind, so stellt der ganze Entwickelungsgang, durch den die Organe geschaffen, ausgestaltet und in eine bestimmte Lage gebracht werden, eine Kette von ephemeren Bewegungen vor. Zu diesen gehören also auch alle die Krümmungsbewegungen, die bei der Entfaltung der Laub- und Blüthenknospen, bei der Ausbildung und Wiederausgleichung der Einkrümmung an der Sprossspitze der Keimpflanze von Faba u. s. w. (Fig. 1, Bd. II, p. 9), der Zweige von Ampelopsis, der Blüthenstiele von Papaver, der Fruchtstiele von Campanula u. s. w., überhaupt dadurch ausgeführt werden, dass die relative Wachsthumsthätigkeit in den antagonistischen Flanken (die Epinastie, Hyponastie, Isonastie, II, p. 83) durch das selbstregulatorische Walten in entsprechender Weise gelenkt und modificirt wird.

Da aber durch diese autogene Thätigkeit (durch den Autotropismus, II, § 119) die Organe häufig erst nach einem einmaligen oder mehrmaligen Hin- und Hergang in eine bleibende Gleichgewichtslage übergeführt werden, so giebt es, wie schon bemerkt wurde, keine bestimmten Grenzen zwischen ephemeren und periodischen Bewegungen. Wenn sich also z. B. bei Ruta graveolens (Fig. 36) ein jedes Staubgefäss bei der Entfaltung der Blüthe zunächst von dem Fruchtknoten entfernt, dann sich diesem von neuen anlegt und sich endlich nach den Blumenblättern zurückkrümmt, so kann man diesen Vorgang mit vollem Recht als eine periodische Bewegung ansprechen. Das ist auch erlaubt, wenn sich eine Blüthe mehr als einmal öffnet und schliesst, also keine typisch ephemere Blüthe ist[2]).



Fig. 36. Ruta graveolens. Die vorderen Blumenblätter und Staubgefässe sind entfernt. Das Staubgefäss *a* liegt dem Fruchtknoten an, *b* wird sich demnächst anlegen, *c*, dessen Anthere verstäubt ist, war vor einiger Zeit dem Fruchtknoten angepresst.

Durch eine entsprechende Vertheilung der Wachsthumsthätigkeit (vgl. II, p. 11) kann auch bewirkt werden, dass sich die älteren und jüngeren Zonen desselben Organes in einer verschiedenen Krümmungsphase befinden. So erhält z. B. der sich entwickelnde Farrenwedel eine S-förmige Gestalt, indem der spiralig eingerollte, jugendliche Spitzentheil durch das epinastische Wachsthum aufgerollt und dann über die Gleichgewichtslage hinausgeführt wird, welche die älteren Theile annehmen. Ferner treten besonders an dem Stengel der im Dunklen erwachsenden Keimpflanzen von Pisum sativum, Vicia sativa u. a. wellenförmige Biegungen ein, die sich über einige Internodien erstrecken, und die je nach der Pflanzenart in derselben oder in verschiedenen

1) Vgl. z. B. F. Ludwig, Biologie der Pflanzen 1895, p. 472.

2) Ueber ephemere Blüthen siehe A. P. de Candolle, Mémoir. d. savants étrangers d. l'Institut d. France 1806, Bd. 1, p. 338; Dutrochet, Mémoires etc., Brüssel 1837, p. 238; Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 350; A. Hansgirg, Physiolog. u. phycophytolog. Unters. 1893, p. 163, Beiheft z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 268; Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 31. [A. Schulz, l. c. 1902.] Vgl. auch Bd. II, § 93—100.

Ebenen liegen[1]). Auch die seitliche Ablenkung der Internodien (Wiesner's unterbrochene Nutation), die häufig mit der Stellung und Entwickelung der Achselknospe verknüpft ist, und die durch die geeignete Fortentwickelung zur Formirung einer Scheinachse führen kann, gehört zu den besonderen ephemeren Bewegungen.

Zu den autonomen Bewegungen zählen auch die aus inneren Ursachen erzeugten Torsionen und Windungen. Dahin gehören unter andern die in II, § 85 zu besprechenden Torsionen im Stengel der Schlingpflanzen. Als weitere Beispiele mögen hier die contorte Knospenlage der Blüthe von Convolvulus, die Drehungen des Kronenzipfels von Cyclamen, der Blüthenlippe von Himantoglossum, des Internodiums von Chara, des Peristoms von Barbula genannt sein[2]). Ferner wird ein autogenes Winden z. B. in dem Stiele der weiblichen Blüthen von Vallisneria, bei den Hülsen von Medicago und von denjenigen Ranken (II, § 88) ausgeführt, die keine Stütze erfassten.

Im Obigen sollte nur an einigen Beispielen auf die allgemeine Verbreitung und die grosse Mannigfaltigkeit der autogenen Krümmungsbewegungen hingewiesen werden, die wir noch vielfach bei der Behandlung der aitiogenen Bewegungen (Kap. XII, XIII) als mitwirkende Factoren zu berücksichtigen haben. Uebrigens lassen sich zahlreiche Beispiele von autogenen Krümmungsbewegungen aus dem Verlauf des üblichen Entwickelungsganges entnehmen. Denn wenn in diesem viele Bewegungen durch die äusseren Factoren veranlasst werden, so lässt sich doch oft ohne nähere Studien mit Sicherheit oder Wahrscheinlichkeit sagen, welche Vorgänge auch ohne den Wechsel der Aussenbedingungen zu Stande kommen würden. Zu diesen autonomen Bewegungen gehören unter andern wohl die meisten Bewegungen der Sexualorgane, die vielfach für die richtige Uebertragung des Blüthenstaubes wichtig sind. Solche Bewegungen der Staubgefässe werden z. B., ausser bei Ruta, bei Dictamnus, Parnassia, Saxifraga u. s. w., Bewegungen der Griffel bei Saxifraga, Nigella, Bewegungen der Narben bei Mimulus, Martynia, Epilobium gefunden[3]).

Historisches. Schon im vorigen Jahrhundert zogen die auffälligen Bewegungen der Seitenblättchen von Desmodium gyrans die Aufmerksamkeit auf sich, und Hales erwähnt bereits einzelne ephemere Nutationskrümmungen[4]). Weiterhin wurde die Circumnutation der Schlingpflanzen durch Palm[5]) und

1) Wiesner spricht in diesem Falle von undulirender Nutation. Wiesner, Die undulirende Nutation d. Internodien 1876 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wiener Akad., Bd. 77, Abth. I); Bewegungsvermögen 1881, p. 22; Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 454. Ueber derartige Erscheinungen an Algen siehe z. B. Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, Taf. V; Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 638. — Weitere Thatsachen bei Göbel, Organographie 1898 u. s. w.

2) Einige Beispiele bei Wichura, Flora 1852, p. 39; Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 201. Ausserdem sind Thatsachen in den Lehrbüchern zu finden. — Ueber Zwangsdrehungen vgl. H. de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 13; Dingler, Flora 1897, Ergzbd. p. 289. — Ueber aitiogene Torsionen bei Orientirungsbewegungen der Blätter und Blüthen siehe II, § 131, 132.

3) H. Beyer, Die spontane Bewegung d. Staubgefässe u. Stempel 1888; A. Hansgirg 1893, l. c. und die an diesen Stellen cit. Lit. — Die ältere Lit. z. B. bei A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 71. [A. Schulz, l. c. 1902.] — Vgl. auch II, p. 391.

4) Lit. bei Meyen, Pflanzenphysiolog. 1839, Bd. 3, p. 553.

5) L. Palm, Ueber das Winden d. Pflanzen 1827, p. 16.

Mohl[1]), die der Ranken durch Dutrochet[2]) studirt. Nachdem in der Folge eine grosse Zahl von auffälligen periodischen und ephemeren Bewegungen bekannt geworden war, zeigte Ch. Darwin[3]), dass alle wachsenden Organe autogene, periodische Nutationsbewegungen ausführen, die in vielen Fällen freilich erst bei Anwendung einer Vergrösserung sichtbar werden. Diese geringfügigen periodischen Bewegungen kennzeichnen eine Fähigkeit, die offenbar erst bei weiterer Ausbildung und Anpassung eine wesentliche ökologische Bedeutung gewinnt. Das gilt in Bezug auf die ansehnliche Circumnutation der Schlingpflanzen und Ranken, deren Eigenheiten in dem nächsten Abschnitt besprochen werden. Ferner dürften die sehr ansehnlichen Krümmungsnutationen der Ausläufer (Darwin, l. c. p. 188) es diesen erleichtern, ihren Weg zwischen den in die Erde gesteckten Stäben, überhaupt zwischen Hindernissen zu finden. Da dieser Erfolg aber auch schon durch das mechanische Ausbiegen der fortwachsenden Organe[4]), durch aitiogene Reizungen etc. erreicht werden kann, so ist es begreiflich, dass sich die Wurzeln auf das beste zwischen den ihnen im Boden entgegentretenden Hindernissen hindurcharbeiten, obgleich ihnen der Regel nach nur eine geringe autonome Oscillation zukommt. Dagegen dienen die sehr ausgebildeten periodischen Krümmungen den Zygnemaceen offenbar zur Fortbewegung, zum Hervorarbeiten aus dem Schlamm u. s. w. Welche Bedeutung die periodischen Variationsbewegungen haben, ist nicht bekannt, denn dass die Hauptaufgabe dieser Bewegungen, wie Stahl[5]) annimmt, darin besteht, die Transpiration zu befördern, ist selbst für die schnellen Variationsbewegungen unwahrscheinlich.

Die ansehnlichen Bewegungen der Blättchen von Desmodium gyrans, der Schlingpflanzen u. s. w. dürften wohl immer als autonome Bewegungen angesehen worden sein, obgleich früher die autonomen und aitionomen Bewegungen nicht bestimmt auseinandergehalten wurden. Das geschah aber durch Dutrochet[6]), der die Bedeutung der äusseren Factoren für Wachsthums- und Bewegungsvorgänge in principieller Hinsicht richtig auffasste. In jedem Einzelfall muss natürlich empirisch entschieden werden, ob eine autogene oder aitiogene Bewegung vorliegt. Bei der näheren Interpretation ist aber zumeist übersehen, dass wir eine Bewegung mit vollem Rechte auch dann zu den autonomen Processen rechnen dürfen, wenn durch die autogene Thätigkeit ein äusseres Agens zu directiven Zwecken nutzbar gemacht wird (vgl. II, § 80).

Methodisches. Eine Projection der von der Spitze beschriebenen Curve erhält man, indem man über dem Objecte eine halbkugelige Glasschale oder auch eine ebene Glasplatte aufstellt und auf diesen die Lage der Spitze von Zeit zu Zeit mit Tuschpunkten markirt[7]). Auch lassen sich die Daten für den näheren Verlauf der Bewegung durch photographische Aufnahmen in ein oder zwei Ebenen gewinnen[8]). Geringfügige Bewegungen werden am besten mit Hilfe des

---

1) H. Mohl, Ueber den Bau u. d. Winden d. Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 105, 112.

2) M. H. Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 12, p. 156.

3) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, übers. von Carus 1881. Vgl. II, p. 380. Dass man aber nicht berechtigt ist, alle Reizbewegungen als modificirte Circumnutationen anzusehen, ist II, p. 369 hervorgehoben.

4) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 362.

5) Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 98.

6) Siehe Bd. II, p. 86. Vgl. auch Sachs, Flora 1863, p. 449.

7) Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 86.

8) M. Dewèvre et E. Bordage, Revue générale d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 65.

Mikroskopes verfolgt, das z. B. über dem Objecte so aufgestellt wird, dass man eine jede Ausbiegung an dem Netzmikrometer ablesen kann[1]). Da durch das Ankleben eines Glasfadens etc. sehr leicht Wachsthumsstörungen hervorgerufen werden (II, p. 21), so ist diese von Ch. Darwin angewandte Methode nicht einwurfsfrei. Wie Darwin im näheren verfuhr, um mit Hilfe von Visirlinien die Bewegung der Spitze in vergrösserter Form aufzuzeichnen, mag in den Arbeiten dieses Forschers nachgesehen werden[2]).

§ 80. Die inneren und äusseren Ursachen der autonomen Bewegungen.

Mit der Bezeichnung autonom (autogen, spontan) soll, wie früher (II, p. 161) betont wurde, nur gesagt sein, dass der Verlauf der physiologischen Processe nicht durch eine Veränderung in den äusseren Bedingungen, sondern durch eine selbstthätige Modification der inneren Factoren verursacht wird. Infolge der autogenen Verschiebung der physiologischen Bestrebungen und Eigenschaften wird indess zugleich die unerlässliche Wechselwirkung mit der Aussenwelt modificirt, die ja stets durch die jeweiligen Eigenschaften des Organismus (des Organes, der Zelle) regulirt und bestimmt wird (II, Kap. VII). Derartige Wechselbeziehungen werden aber z. B. nicht nur dadurch angezeigt, dass die autogene Erhöhung der Wachsthumsthätigkeit eine Steigerung des Bezugs von Nährstoffen u. s. w. aus der (constanten) Umgebung zur Folge hat, sondern auch dadurch, dass der Organismus durch die selbstthätige Veränderung seines Reactionsvermögens äussere Factoren zur Auslösung und zur Ausführung von formativen oder von Bewegungs-Reactionen nutzbar macht (II, p. 161). Das geschieht u. a., wenn die selbstthätige Ueberführung des positiv geotropischen Reactionsvermögens in ein negativ geotropisches eine Krümmungsbewegung veranlasst, durch welche das Organ in die den veränderten inneren Bedingungen entsprechende geotropische Gleichgewichtslage gebracht wird. In einem analogen Sinne werden aber nicht nur einseitige, sondern auch diffuse Reize im Dienste des selbstregulatorisch arbeitenden Organismus verwandt, wenn auch die Beziehungen nicht immer so einfach und durchsichtig sind, wie in dem obigen Beispiel. Thatsächlich kann z. B. durch die autogene Schaffung einer anisonastischen Eigenschaft (II, p. 83) eine Krümmungsbewegung unter Mitbetheiligung der äusseren Factoren veranlasst werden. Diese Krümmungsbewegung ergiebt sich unter anderem als die Folge eines Temperaturreizes, wenn das Temperaturbedürfniss (die Temperaturcurve) zweier antagonistischer Gewebe selbstthätig so verschoben wird, dass diese Gewebe bei derselben (constanten) Temperatur nicht mehr, wie bisher, gleich schnell, sondern ungleich schnell wachsen.

In jedem Falle hat die Forschung zunächst festzustellen, ob eine Bewegung bei voller Constanz einer bestimmten Combination von Aussenbedingungen zu Stande kommt, also in unserem Sinne autogen ist, oder ob ein aitiogener Vorgang vorliegt (II, p. 161). Bei der weiteren causalen Aufhellung einer autogenen

---

1) C. Fritzsche, Ueber die Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren 1899, p. 6.

2) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 5; Wiesner, Bewegungsvermögen 1881, p. 158.

Bewegung wird dann zu entscheiden sein, ob ein äusserer Factor in der besagten Weise zu directiven Zwecken nutzbar gemacht wird, oder ob der Reizanstoss nur durch innere Factoren vermittelt wird. Auch in dem zuerst genannten Falle sind wir voll berechtigt, von einer autonomen Bewegung zu reden, da die primäre Ursache in einer selbstthätigen (autogenen), inneren physiologischen Veränderung liegt, die immer nur dann zu einer sichtbaren Bewegung führt, wenn die nothwendigen Aussenbedingungen vorhanden sind, zu denen unter Umständen auch ein einseitig wirkendes (constantes) Agens gehört[1]. Andererseits ist es erlaubt, in erster Linie den äusseren Factor und den Reactionserfolg in das Auge zu fassen und demgemäss die autogene Herstellung einer geotropischen etc. Reizung in Verbindung mit den tropistischen Bewegungen zu behandeln, die ja sämmtlich bestimmte physiologische Eigenschaften voraussetzten und durch diese bestimmt werden. In der That ist es für unsere Zwecke vortheilhafter, fernerhin (Kap. XIII) gemeinsam die Bedeutung der autogenen und aitiogenen Stimmungsänderung für die tropistischen Vorgänge zu besprechen. Jedoch muss hier die autogene Benutzung von Aussenfactoren zu directiven Zwecken schon desshalb berücksichtigt werden, weil es sich darum handelt, zu zeigen, dass auf diese Weise zwar gewisse, aber nicht alle spontanen Bewegungen erzielt werden.

Das Gesagte gilt ebensowohl für eine einmalige, wie für eine periodische Bewegung, die in jedem Falle eine selbstregulatorische Wiederholung der maassgebenden Constellationen voraussetzt[2]. Auch ohne eine nähere causale Einsicht in diese Processe ist es doch im allgemeinen begreiflich, dass durch das selbstregulatorische Walten (im speciellen durch die physiologischen Reactionen und Gegenreactionen u. s. w.) in der Pflanze ebensogut autonome periodische Bewegungen erzeugt werden können wie im Thiere (z. B. die Athembewegungen, die Herzbewegungen u. s. w.). Thatsächlich ist ja bei allen organischen Wesen schon die individuelle Entwickelungsbewegung eine rhythmische Wiederholung der Processe, welche die Ahnen durchliefen (II, p. 247). Uebrigens sind z. B. der rhythmische Gang der Uhr, die Schwingungen des Hammers im Inductionsapparat Beispiele für autogene periodische Bewegungen, die (Betriebsenergie vorausgesetzt) unter constanten Aussenbedingungen selbstthätig in Mechanismen erzeugt und unterhalten werden. In dem letztgenannten Falle ist zugleich eine bestimmt gerichtete Aussenwirkung betheiligt, wenn bei der selbstthätigen Unterbrechung des elektrischen Stromes der magnetisch angezogene Hammer durch das eigene Gewicht (durch die Schwerkraftwirkung) zurückfällt, während das Zurückspringen des Hammers allein durch die inneren Eigenschaften des Apparates bedingt ist, wenn es durch die Spannung einer Feder bewirkt wird.

Aus den allgemeinen Erfahrungen über den Verlauf der Bewegungen lässt sich übrigens entnehmen, dass die zu Grunde liegenden regulatorischen Processe, in

1) Werden aber durch die Stoffwechselthätigkeit des Organismus (Secrete etc.), durch das Hineinwachsen eines Organs in ein anderes Medium u. s. w. die Aussenbedingungen verändert, so sind die auf solche Weise veranlassten Bewegungen natürlich aitiogene Reactionen. (Vgl. Bd. II, p. 248).

2) Ueber die Erzeugung rhythmischer Bewegungen durch periodische Veränderungen in den Aussenbedingungen vgl. Bd. II, p. 248 und Fr. Darwin u. D. Pertz, Annals. of Botany 1892, Bd. 6, p. 245.

einem analogen Sinne wie bei der Ontogonese, selbstthätig in den einzelnen Organen, also nur in einer mittelbaren Abhängigkeit von dem Ganzen, geschaffen und gelenkt werden. Denn das folgt daraus, dass die gleichnamigen und ungleichnamigen Organe derselben Pflanze gleichzeitig in verschiedenen Bewegungsphasen gefunden werden, dass sich z. B. sogar die Blättchen eines Blattes von Oxalis, Trifolium u. s. w. in entgegengesetzter Richtung bewegen können. Diese Thatsachen liefern einen weitern Beweis, dass diese Bewegungen nicht durch den Wechsel der Aussenbedingungen hervorgerufen werden, da diese im allgemeinen eine gleichgerichtete Reaction verursachen würden. Jedoch ist zu beachten, dass die Nachwirkungen einer aitiogenen Reaction eine gewisse Zeit fortdauern können, und dass es wenigstens in gewissen Fällen schwer ist, zu entscheiden, ob eine aitiogene oder eine autogene Bewegung vorliegt (vgl. z. B. II, p. 255, 271). Greifen beide zusammen, wie es unter den normalen Vegetationsbedingungen die Regel ist, so wird natürlich eine resultirende Bewegung erzielt (II, § 77), in der je nach Umständen die autogene oder die aitiogene Thätigkeit in den Vordergrund tritt[1]).

Nach den obigen Auseinandersetzungen können äussere Factoren durch die autogene Thätigkeit in verschiedener Weise zu directiven Zwecken nutzbar gemacht werden, jedoch ist bis dahin nur die Ausnutzung tropistischer (einseitiger) Reizwirkungen näher beachtet und verfolgt worden. Thatsächlich wird vielfach durch eine selbstthätige Aenderung des geotropischen, heliotropischen u. s. w. Reactionsvermögens eine Bewegung ausgelöst, durch die ein Organ in eine neue Gleichgewichtslage geführt wird. Alle die weiterhin (II, § 121, 122) mitzutheilenden Erfahrungen über die autogene Veränderung der bezüglichen Reizstimmungen sind also zugleich Beispiele für spontane Bewegungen, die bei Constanz der Aussenbedingungen eintreten. Da speciell die Schwerkraft constant in derselben Richtung und mit derselben Intensität wirksam ist, so lässt sich nur durch eine Lagenänderung der Pflanze, und insbesondere nach Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung durch dauernde Drehung am Klinostaten (II, § 111), entscheiden, ob die Reizwirkung der Schwerkraft eine Rolle spielt. In dieser Weise ist aber nur ein Theil derjenigen Bewegungsvorgänge geprüft, die in der feststehenden Pflanze bei Constanz aller übrigen Aussenbedingungen fortdauern, also in unserem Sinne autonom sind. Jedoch geht aus den bereits sichergestellten Thatsachen genugsam hervor, dass ein Schwerkraftreiz zwar bei dem Zustandekommen vieler, aber nicht aller autogenen (ephemeren und periodischen) Bewegungen betheiligt ist.

Ist ein Factor, wie z. B. das Licht, dauernd nach Richtung und Intensität veränderlich, so lassen häufig schon die Beobachtungen in der Natur erkennen, ob eine bestimmte Bewegung von einem solchen Factor abhängig ist. Indess wird erst bei Anwendung einer continuirlichen, constanten und dauernd gleichgerichteten Beleuchtung klar hervortreten, ob etwa die tropistische Reizwirkung des Lichtes zur Hervorrufung einer autogenen Bewegung benutzt wird. Thatsächlich treten auch unter diesen Bedingungen alle diejenigen Bewegungen ein, die durch einen autogenen phototropischen Stimmungswechsel bedingt sind

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 153, 35. Vgl. diesen Bd. II, § 101, 102.

(II, § 112). Dass auch auf diese Weise eine periodische Bewegung verursacht werden kann, wird besonders anschaulich durch Schwärmzellen demonstrirt, die bei einer constanten, einseitigen Beleuchtung fortwährend hin- und herwandern, weil sie in Folge des autogenen Stimmungswechsels abwechselnd eine positiv und eine negativ phototactische Bewegung ausführen (II, § 145). Eine analoge Erscheinung wird übrigens in manchen Fällen bei der chemotactischen Bewegung schwärmender Organismen beobachtet (II, § 149—151).

Im Folgenden wird aber nur in Bezug auf die Schwerkraft die verschiedene Ausnutzung zu autogenen Krümmungsbewegungen durch einige Beispiele erläutert. So werden z. B. die Bewegungen der Blüthenstiele und Fruchtstiele von Papaver, Tussilago und verschiedenen anderen Pflanzen durch den geotropischen Stimmungswechsel verursacht, während unter anderem die autogenen Bewegungen der Blüthenstiele von Asphodelus luteus, der Blüthenschäfte von Allium controversum augenscheinlich ohne Benutzung einer (äusseren) tropistischen Reizung zu Stande kommen[1]). Dasselbe gilt offenbar auch für viele Sexualorgane. Jedoch werden die autogenen Bewegungen der Staubgefässe, bezw. der Pistille von Dictamnus, Aesculus, Epilobium angustifolium u. s. w. durch den geotropischen Stimmungswechsel verursacht[2]). Ferner treten die Krümmungen des hypocotylen Gliedes der Keimpflanze von Helianthus u. s. w., des epicotylen Gliedes der Keimpflanze von Faba, Pisum etc. auch am Klinostaten ein[3]). Dagegen soll die Einkrümmung der Sprossspitze von Ampelopsis und verschiedener anderer Pflanzen auf einer geotropischen Reaction[4]), die Ausgleichung der Krümmung in den etwas älteren Theilen also auf einem geotropischen Stimmungswechsel in Verbindung mit dem autogenen Orthotropismus (II, § 119) beruhen.

Wenn nicht in allen Fällen klare und unzweideutige Resultate erhalten werden, so ist das nicht überraschend, da die Krümmungsbewegungen sicherlich vielfach durch die gleichzeitige Benutzung von inneren und äusseren Reizanstössen hervorgerufen und demgemäss bei Eliminirung der einseitigen Schwer-

1) Vöchting, Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 192; M. Scholtz, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1893, Bd. 6, p. 306; A. Hansgirg, Photodynamisch. Untersuchung. 1889, p. 250 (Sep. a. Sitzungsb. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.); Physiolog. u. Phycophytolog. Untersuchung 1893, Neue Untersuchung. über d. Gamo- u. Karpotropismus 1896. (Sep. a. Sitzungsb. d. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaft.) — Nach Vöchting l. c. p. 137) beruht das Nicken der Blüthenstiele von Viola auf Geotropismus, während dieser nach Schwendener u. Krabbe (Gesammelt. Abhandl. von Schwendener 1892, Bd. 2, p. 386) hierbei keine Rolle spielt.

2) J. Dufour, Archiv d. scienc. physiqu. et naturell. 1885, III. Period., Bd. 14, p. 418; Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 340; J. af Klercker, Die Bewegungserschein. b. ährenständigen Veronica-Blüthen 1892 (Sep. a. Bihang till. Svenska Vet.-Akad. Handlingar Bd. 18).

3) Vöchting, Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 186; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 72, 229, 475; Sachs, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1873, Bd. I, p. 403; Lehrbuch III. Aufl. p. 75. Dass diese und andere Krümmungen nicht, wie Wiesner (Bewegungsvermögen 1881, p. 149) für verschiedene Fälle annimmt, durch die eigene Last verursacht werden, ist von Vöchting, l. c. und Scholtz, Cohn's Beitr. z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 400 gezeigt worden. Vgl. auch Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 141 und diesen Bd. II, § 128.

4) Scholtz, l. c. 1892, p. 401.

kraftwirkung nur partiell ausgeglichen werden. Bei Aufenthalt am Klinostaten wird übrigens schon durch den Verlauf der Entwickelung demonstrirt, dass die mannigfachsten ephemeren Bewegungen ohne einen dirigirenden Schwerkraftreiz ausgeführt werden. Ohne einen solchen Reiz entstehen offenbar auch die Torsionen im Internodium von Chara, im Peristom von Barbula u. s. w. (II, p. 386). Ob es sich ebenso mit dem Winden und dem Geradestrecken des Blüthenstieles von Vallisneria etc. verhält, muss empirisch entschieden werden.

Die Variationsbewegungen sind zwar in Bezug auf die hier behandelte Frage nicht näher untersucht, doch scheinen die ansehnlichen Bewegungen der Seitenblättchen von Desmodium gyrans, der Blättchen von Trifolium, des Gynostemiums von Stylidium (II, p. 384) ohne die directive Wirkung der Schwerkraft zu Stande zu kommen. Gleiches gilt für die Schwingungen der Cilien, die ja ausgeführt werden, obgleich mit der locomotorischen Bewegung des Schwärmers eine Drehung um die eigene Längsachse und somit die Eliminirung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft verknüpft ist. Bei einer solchen Eliminirung mit Hilfe des Klinostaten werden ferner, ebenso wie die Wachsthumsstösse (II, p. 20), auch die geringfügigen Krümmungsnutationen fortgesetzt, die sich bei allen wachsenden Organen finden[1]. Dagegen werden unter diesen Bedingungen die typischen Circumnutationen der Sprosse der Schlingpflanzen[2], der Ranken[3], der Stolonen von Mucor stolonifer[4] bald oder nach einiger Zeit eingestellt, so dass diese Organe bei fortdauernder Drehung des Klinostaten, ebenso wie andere Pflanzen, nur geringe und unregelmässige Krümmungsnutationen ausführen.

Wenn man eine Schlingpflanze in horizontaler Lage um die eigene Achse dreht, so wird, wie Baranetzki (l. c.) nachwies, allmählich die Krümmung des wachsthumsthätigen Sprossgipfels ausgeglichen und Hand in Hand damit die Circumnutation eingestellt. Die Einkrümmung, sowie die rotirende Nutation werden also durch die Ausbildung und die Ausnutzung einer geotropischen Reactionsfähigkeit erzielt, und zwar muss sich diese durch die Thätigkeit der Pflanzen fortwährend derart ändern (den Spross umwandern), dass der Spross successive (und periodisch) nach allen Richtungen der Windrose ausgebogen, also in circumnutirende Bewegung gesetzt wird (II, p. 382). Jedenfalls ist also diese Bewegung durch eine besondere autogene Veränderung der Eigenschaften (des Reactionsvermögens) bedingt, die nur bestimmten Pflanzen zukommt. Denn wenn die Sprosse einer anderen Pflanze durch eine geotropische Reaction oder gewaltsam durch Beugung und Belastung[5]) in eine klinotrope Lage gebracht werden, so

---

1) C. Fritzsche, Ueber d. Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren 1899, p. 16.

2) J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation u. d. Winden d. Stengel 1883, p. 24; H. Ambronn, Mechanik d. Windens 1884, Th. 1, p. 6; Wortmann, Bot. Ztg. 1886, p. 314. Vgl. II, § 84.

3) Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 86, 97. — Schon Ch. Darwin (Kletternde Pflanzen 1876, p. 101) beobachtete an Echinocystis lobata, dass die rotirende Nutation an einer vertikal abwärts gerichteten Ranke beinahe aufhörte, aber wieder begann, sobald die Ranke in eine horizontale Lage zurückgekehrt war.

4) C. Fritzsche, l. c. p. 21.

5) Fritzsche, l. c. p. 20. — Jedoch beginnen nach Baranetzki (l. c. p. 14) die zuvor vertikalen Stengel von Schlingpflanzen zu circumnutiren, wenn sie gewaltsam in eine klinotrope Lage gebracht werden.

werden sie dadurch nicht zu auffälligen Nutationen veranlasst, die hinwiederum nicht in einer rotirenden, sondern in einer pendelartigen Bewegung bestehen, wenn sich die autogene Stimmungsänderung nur in zwei opponirten Flanken vollzieht. Ohne einen solchen Stimmungswechsel lässt sich aber natürlich auch eine circumnutirende Bewegung hervorrufen, wenn man eine Pflanze in horizontaler Lage genügend langsam am Klinostaten dreht. Denn als Resultante aus der geotropischen Reizung, die den Stengel oder die Wurzel veranlasst sich successive nach allen Seiten zu krümmen, und dem Autoorthotropismus, durch den (wie bei einer jeden Sistirung des tropistischen Reizes) die Wiederausgleichung der jeweiligen Krümmung angestrebt wird, ergiebt sich, dass das so reagirende Organ gekrümmt bleibt und eine rotirende Bewegung ausführt. Da es hierbei nur auf den entsprechend geregelten Wechsel der tropistischen Reizung ankommt, so wird ein analoger Effect auch erzielt, wenn man eine Lichtquelle langsam um den feststehenden Spross herumführt und hierdurch diesen veranlasst, sich successive nach allen Himmelsrichtungen heliotropisch zu krümmen.

Im näheren ist aber nicht einmal entschieden, ob dieser autogene Stimmungswechsel sich auch dann abspielt, wenn die Pflanze am Klinostaten gedreht wird und demgemäss die geotropische Reizung (Reaction) vermieden ist, oder ob erst durch die Realisirung der geotropischen Krümmung (durch die klinotrope Lage) die Bedingungen für den specifischen Verlauf des Stimmungswechsels und somit für die Circumnutation ganz oder theilweise geschaffen werden. Beispiele dafür, dass die Reizstimmung durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft beeinflusst wird, werden wir späterhin kennen lernen (II, § 102). An dieser Stelle sei nur die interessante Thatsache erwähnt, dass der Spross von Cuscuta am Klinostaten nicht nur die circumnutirende Bewegung einstellt, sondern auch die Reizbarkeit durch Contact verliert[1]). Eine bestimmte Schlussfolgerung in Bezug auf die angedeuteten Fragen ist aber z. B. nicht aus der Erfahrung zu ziehen, dass in manchen Fällen selbstthätig eine Umkehrung der Nutationsrichtung eintritt (II, p. 382), und dass manche Pflanzen nur unter bestimmten Bedingungen circumnutiren. Denn wenn z. B. eine lebhafte rotirende Nutation nur bei den etiolirten Pflanzen von Tropaeolum majus, Polygonum Fagopyrum etc.[2]) zu finden ist, so bleibt schon fraglich, ob der Erfolg durch die Erhöhung der Actionsfähigkeit der minder dickwandigen etiolirten Gewebe oder durch eine Modification derjenigen autogenen Processe erzielt wird, durch welche die Circumnutation veranlasst und dirigirt wird.

Wir müssen uns hier darauf beschränken, das Wesen der Sache anzudeuten. Bemerkt sei nur, dass ein kürzerer, freier Sprosstheil der Windepflanzen kräftig genug ist, um sich selbst zu tragen, dass also die klinotrope Stellung durch eine active geotropische Reaction herbeigeführt wird[3]), zu der bei grösserer Länge des freien Sprosstheiles das Herabziehen durch die eigene Last hinzukommt (II, § 128)[4]). Die Geradestreckung des Sprosses am Klinostaten beweist aber, dass die reale Krümmung aus dem Zusammenwirken von Klinogeotropismus und Autoorthotropismus

---

1) G. J. Peirce, Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 86, 116. Vgl. II, § 121, 122. — Die typischen Ranken sind indess nach längerer Drehung am Klinostaten durch Contact reizbar.

2) Noll, Bot. Ztg. 1885, p. 664. — Vgl. auch M. Scholtz, Cohn's Beitr. zur Biologie 1892, Bd. 5, p. 393.

3) Baranetzki, l. c. p. 19, 48, und andere Autoren.

4) Da das statische Moment gegen die Spitze abnimmt, so wird sich der mechanisch herabgezogene Spross an der Spitze geotropisch erheben und somit mehr oder minder eine S-förmige Gestalt annehmen (vgl. II, § 128).

resultirt (II, § 119). Für den näheren Verlauf der rotirenden Bewegung kommen indess noch verschiedene andere Factoren in Betracht, und es ist desshalb begreiflich, dass von dem Sprosse im allgemeinen eine unregelmässige Curve beschrieben wird (vgl. II, p. 381). Auf einige Eigenheiten werden wir fernerhin bei der Behandlung des Windens zu sprechen kommen (II, § 84, 85).

§ 81. Beeinflussung durch den Wechsel der Aussenbedingungen.

In einem analogen Sinne wie die Gesammtthätigkeit und die Entwickelungsbewegungen werden auch die hier behandelten autonomen Bewegungen durch die Aussenbedingungen beeinflusst. Je nach dem Ausmaass der Temperatur, des Wassergehalts etc. gehen also die autonomen Bewegungen schneller oder langsamer von statten. Auch ist bereits (II, § 80) dargethan, dass es für die Bewegungsthätigkeit von wesentlicher Bedeutung sein kann, ob bei voller Constanz der Aussenbedingungen eine einseitige oder diffuse Einwirkung von Schwerkraft, Licht u. s. w. geboten ist.

Bei einem Wechsel der Aussenbedingungen combiniren sich natürlich die aitiogenen Reactionen mit den autonomen Bewegungen, und oft dauert es längere Zeit, bis die Störung überwunden, und der den neuen (constanten) Bedingungen entsprechende Gleichgewichtszustand hergestellt ist. Beachtet man ferner, dass durch allgemeine oder lokale Eingriffe und die von diesen ausgehenden correlativen Wirkungen (II, § 45) bestimmte Thätigkeiten erst erweckt oder modificirt werden, so leuchtet ein, dass sich in vielen Fällen eine scharfe Grenze zwischen autogenen und aitiogenen Bewegungen nicht ziehen lässt. Bei der Mannigfaltigkeit der Beziehungen lassen sich auch keine allgemein giltigen Regeln aufstellen. Die Erfahrung lehrt denn auch, dass in manchen Fällen, z. B. mit der Erhöhung der Wachsthumsthätigkeit, überhaupt mit der Steigerung der Inanspruchnahme, die autogenen Krümmungsbewegungen vermindert[1]), in anderen Fällen aber gesteigert werden. Vielfach scheint allerdings bei ernstlichen inneren Störungen die autonome Bewegungsthätigkeit, ebenso wie die Gesammtthätigkeit, unregelmässiger zu werden, und nicht selten wird unter diesen Umständen die autonome Krümmungsthätigkeit erhöht, wenn sie zuvor geringfügig war.

Es ist indess nicht geboten auf Einzelheiten einzugehen, und wir beschränken uns in Folgendem mit dem Hinweis auf einige allgemeine Beziehungen zwischen den Aussenbedingungen und der autogenen Bewegungsthätigkeit.

Ein gewisses Ausmaass der Temperatur ist, wie für alle Wachsthums- und Bewegungsvorgänge, auch für die autogene Bewegungsthätigkeit erforderlich. Im allgemeinen werden also bei einer bestimmten (optimalen) Temperatur die Bewegungen am schnellsten vor sich gehen, wie bereits in Bezug auf die Seitenblättchen von Desmodium gyrans erwähnt (II, p. 384) und ausserdem für verschiedene andere Fälle constatirt wurde. So wurde in Versuchen Dutrochet's[2])

---

1) Nach Askenasy (Ber. d. bot. Gesellsch. 1890, p. 77) nehmen an der Wurzel die Krümmungsnutationen mit der Beschleunigung des Wachsens ab. Indess wurden z. B. von Fritzsche (l. c.) auch entgegengesetzte Resultate erhalten.

2) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1843, III. sér., Bd. 20, p. 312. — E. Simons und R. E. B. Mac Kenney, Bot. Jahrb. 1898, I, p. 594.

von der Ranke der Erbse ein Umlauf bei 5—6 C. in 9—11 Stunden, bei 24 C. in 1 St. 20 Min. ausgeführt. Ferner stellen nach Darwin[1]) die Internodien und Ranken von Eccremocarpus scaber die auffällige Circumnutation in einem Kalthaus ein, in welchem sie noch in die Länge wachsen. Analoges beobachtete Fritzsche[2]) an Keimstengeln etc., bei denen mit der Erhöhung der infraoptimalen Temperatur die Schnelligkeit und die Amplitude der an sich geringen Krümmungsbewegungen gesteigert wird. Es ist indess wohl möglich, dass in anderen Fällen mit der Erhöhung der Temperatur die Schnelligkeit der Bewegung zunimmt, die Amplitude aber abnimmt. Ein solcher Erfolg wurde in der That von Ch. Darwin[3]) mit den Blättchen von Averrhoa bilimbi etc. in Versuchen erhalten, die allerdings nicht als beweiskräftig angesehen werden können.

Beleuchtung und Verdunkelung üben auf die autonomen Bewegungen, ebenso wie auf die Zuwachsbewegung (II, § 20 ff.), einen verschiedenen Einfluss aus, je nachdem der Erfolg einer kurzen oder längeren Verdunkelung in das Auge gefasst wird. Zumeist scheinen aber die autonomen Variations-[4]) und Nutationsbewegungen[5]) nach der Lichtentziehung bei der phototonischen Pflanze in ähnlicher Weise wie zuvor fortgesetzt zu werden. Bei dauernder Lichtentziehung werden die Variationsbewegungen allmählich verlangsamt, bis endlich mit der Dunkelstarre ein Stillstand eintritt[6]). So lange aber ein Organ wächst, führt es auch im Dunkeln Nutationsbewegungen aus, die bei gewissen Pflanzen vergrössert, bei anderen vermindert werden. So stellt sich, wie wir schon hörten (II, p. 393), bei den etiolirten Pflanzen von Tropaeolum, Polygonum etc. eine ansehnliche Circumnutation ein, während diese nach Duchartre[7]) in den etiolirten Sprossen von Dioscorea Batatas und Mandevillea suaveolens so stark vermindert ist, dass diese Pflanzen nicht mehr winden können. Dagegen wird z. B. bei den etiolirten Sprossen von Phaseolus und Ipomoea purpurea eine lebhafte Cir-

1) Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 79. Ebenda p. 56 für Solanum jasminoides.

2) C. Fritzsche, Die Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren 1899, p. 23.

3) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen etc. 1881, p. 288. — Eine schnelle Oscillationsbewegung wird nach Asa Gray und Loomis (cit. bei Darwin 1876, l. c. p. 32; 1881, l. c. p. 90) bei den Blättchen des Wedels von Asplenium trichomanes hervorgerufen. Es ist dieses indess, wie Fritzsche (l. c. p. 15) zeigte, eine Folge der Erwärmung und der hierdurch gesteigerten Transpiration, die mit der Lageänderung des Blättchens sich fortwährend ändert.

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 155.

5) Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 32; Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 90 (Schlingpflanzen); C. Fritzsche, l. c. p. 14 (Keimpflanzen u. s. w.). M. Dewèvre et E. Bordage, Revue générale d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 78 (farbiges Licht). — Nach Rothert (Cohn's Beiträge z. Biologie 1894, Bd. 26) nutiren die Cotyledonen von Avena, Phalaris u. s. w. im Dunkeln etwas stärker.

6) Pfeffer, l. c. p. 155. Vgl. dieses Buch II, § 105 — [Nach A. Maige (Annal. d. scienc. naturell. 1900, VIII sér., Bd. 11, p. 331) werden durch intensives Licht die Bewegungen vermindert.]

7) Duchartre, Compt. rend. 1865, Bd. 61, p. 1142. Bei diesen Pflanzen unterbleibt im Dunklen auch die Torsion. — Die am Licht erzogenen Stengel von Dioscorea winden auch im Dunkeln, nach de Vries, Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 328.

cumnutation und die volle Befähigung zum Winden gefunden[1]). Voraussichtlich werden mit der Zeit weitere Beispiele für eine specifische Beeinflussung der autonomen Bewegungen durch eine vorübergehende oder dauernde Verdunkelung bekannt werden. Es ist auch sehr wahrscheinlich, dass in gewissen Fällen mit der Veränderung der photonastischen Gleichgewichtslage (II, § 96—104) eine Modification der autonomen Bewegungsthätigkeit verknüpft ist[2]). An dieser Stelle wollen wir indess nicht auf die Bedeutung der photonastischen und heliotropischen Bewegungen und ebenso nicht auf die schon (II, p. 390) erwähnte Ausnutzung der einseitigen Beleuchtung zur Erzielung autonomer Bewegungen eingehen.

Ebenso haben wir nicht die Beeinflussung der autogenen Krümmungsbewegungen durch den Turgescenzzustand, durch den Nahrungsmangel, durch chemische Reize u. s. w.[3]) zu besprechen, durch die ja die Thätigkeit der Pflanze in verschiedener Weise modificirt wird (vgl. II, Kap. VI). Als Erfolg einer chemischen Reizung ist es auch anzusehen, dass nach Ch. Darwin[4]) durch die Aufnahme von etwas Ammoncarbonat in den Blattlappen von Dionaea muscipula und in den Blatttentakeln von Drosera eine lebhafte, oscillirende Bewegung angeregt wird. Der Einfluss von Erschütterungen auf Gewebespannung und Wachsthum (II, p. 152) lässt es begreiflich erscheinen, dass bei manchen Schlingpflanzen das Schütteln eine partielle Aufrichtung des circumnutirenden Sprosses veranlasst[5]). Mit den Erfahrungen über den Einfluss von Verletzungen auf das Wachsthum (II, p. 158) steht es im Einklang, dass bei einer mässigen Verletzung durch Einstechen oder Einschneiden in Sprosse und Wurzeln die Krümmungsthätigkeit des Organes nicht erheblich alterirt wird[6]). Dasselbe ist sogar der Fall, wenn die Wurzelspitze so decapitirt wird, dass keine traumatische Krümmung ausgelöst wird[7]). Da auch eine ansehnliche Verletzung des Wurzelsystems die Krümmungsnutationen der Sprosse nicht erheblich beeinflusst (II,

1) H. Mohl, Ranken u. Schlingpflanzen 1827, p. 122, 150; Sachs, Botan. Ztg. 1865, p. 119; Fritzsche, l. c.

2) Nach Heckel (Du mouvement végétal 1875, p. 551) sind die Bewegungen der Staubgefässe von Ruta und Saxifraga im Dunkeln langsamer. Nach Carlet (Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 538) sollen sich die Staubgefässe von Ruta im Dunkeln gar nicht bewegen. — So lange die Organe in der neuen Gleichgewichtslage oder in der aitiogenen Reaction aneinander oder gegen eine Widerlage gepresst sind, können die angestrebten autonomen und aitiogenen Bewegungen natürlich nicht bemerklich werden vgl. Pfeffer, l. c. p. 48). Dieses Verhalten wurde nicht gebührend von Stahl (Bot. Ztg. 1898, p. 103) beachtet, der eine Abnahme der autonomen Bewegungen im Dunkeln vermuthet, da durch diese die Nachtstellung gestört werde. Diese teleologischen Discussionen haben natürlich gegenüber den empirischen Erfahrungen keine Bedeutung.

3) Einige Beobachtungen bei C. Fritzsche, Die Beeinflussung d. Circumnutation durch verschiedene Factoren 1899. Die Angabe, die Bewegung der Blättchen von Desmodium gyrans werde durch einen schwachen elektrischen Strom beschleunigt, bedarf der Nachprüfung und der causalen Aufhellung. Lit. Kabsch, Bot. Ztg. 1861. p. 358; Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 557. — Ueber den Einfluss von Chloroform etc. vgl. Bd. II, § 105.

4) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 202, 204.

5) J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel 1883, p. 20.

6) Fritzsche, l. c. p. 31.

7) Ch. Darwin, l. c. p. 153; Prantl, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 548, 554; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 292.

p. 158), so dürfte die Verminderung der Circumnutationsthätigkeit an abgeschnittenen Sprossen der Windepflanzen wohl durch die Erschütterungen beim Abschneiden und durch das Zurückgehen des Turgescenzzustandes verursacht werden[1]).

§ 82. Die mechanische Ausführung der autonomen Bewegungen.

Unter Verweisung auf II, § 78 bemerke ich, dass in Bezug auf die mechanische Vermittlung der autonomen Nutationsbewegungen nicht einmal bekannt ist, ob und in welchen Fällen die mittlere Wachsthumsschnelligkeit constant bleibt oder verändert wird. Jedoch sind die Nutationskrümmungen von Oedogonium (II, p. 374), vermuthlich auch die der Zygnemaceen (II, p. 381), mit einer Wachsthumsbeschleunigung verknüpft, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass die geringfügigen Krümmungsnutationen vielfach mit der stossweisen Aenderung der Zuwachsbewegung (II, p. 20) zusammenhängen. Dagegen ist es fraglich, ob z. B. die Circumnutation des Sprosses der Schlingpflanzen u. s. w. von einer Steigerung der mittleren Zuwachsbewegung begleitet ist. Jedenfalls kann auf eine solche Beschleunigung nicht daraus geschlossen werden, dass die Krümmung zumeist mit dem Wachsthumsmaximum zusammenfällt, und demgemäss bei der undulirenden Nutation in der Regel in einem jeden Krümmungsbogen ein Wachsthumsmaximum gefunden wird[2]).

Voraussichtlich kommt auch bei den autonomen Krümmungen nicht immer dieselbe Wachsthumsmechanik in Anwendung. Jedenfalls ist bei Oedogonium plastisches Wachsthum im Spiele (II, p. 374), indess ist noch in keinem Fall erwiesen, dass die Wachsthumsbeschleunigung durch eine Turgorsteigerung bewirkt wird. Die Versuche, aus welchen de Vries einen solchen Zusammenhang folgerte, sind nicht beweisend, wie fernerhin (II, § 88, 103, 129) dargethan werden soll. Hier sei nur kurz bemerkt, dass die autonomen Krümmungen der Sprosse, des Fadens von Spirogyra u. s. w. erhalten bleiben, wenn die Pflanze durch Eintauchen in heisses Wasser plötzlich getödtet wird, dass also das vermittelnde Wachsthum ohne eine vorbereitende elastische Dehnung ausgeführt wird[3]).

Nach den Versuchen mit den Blättchen von Trifolium pratense und Oxalis acetosella kommen die ansehnlichen autonomen Variationsbewegungen zu Stande, indem immer die Expansionskraft in der einen Hälfte des Gelenkes zunimmt, während sie in der antagonistischen Hälfte abnimmt (vgl. II, p. 371, § 104)[4]). Es ergiebt sich dieses daraus, dass die Biegungsfestigkeit (II, p. 378) der Gelenke constant bleibt, während die Blättchen die sehr ansehnlichen Bewegungen (II, p. 383) ausführen. Denn da diese Bewegungen mit grosser Energie ange-

---

1) Vgl. Baranetzki, l. c. p. 61, und dieses Buch II, § 84.

2) Vgl. Wiesner, Die undulirende Nutation d. Internodien 1878, p. 26 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 77, Abth. I).

3) Dass die Nutationen von Blüthenstielen u. s. w. durch Wachsthum vermittelt werden, wurde von Frank festgestellt (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 62). Uebrigens nimmt auch Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 324) an, dass nicht allein ein Dehnbarwerden passiver Schichten, sondern wenigstens theilweise Wachsthum bei den Nutationen mitspiele. [E. Winkler, Krümmungsbewegungen bei Spirogyra 1902.]

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 88, 156.

strebt werden, so müsste die Biegungsfestigkeit erheblich steigen, wenn die Krümmung dadurch erzielt würde, dass die Expansionskraft entweder gleichsinnig aber ungleich stark in beiden Gelenkhälften oder immer nur in einer der beiden Gelenkhälften zunimmt oder abnimmt. Auch im letzteren Falle müsste nach meinen Beobachtungen die Expansionsenergie in der allein activen Gelenkhälfte von Trifolium um 0,6—2 Atmosphären zunehmen.

Abschnitt II.

Rankenkletterer und Schlingpflanzen.

§ 83. Allgemeines.

Als Kletterpflanzen oder nach Schenck als Lianen bezeichnet man diejenigen Pflanzen, welche Stämme, Buschwerk, Mauern, Felsen u. s. w. als Stütze benutzen, um sich über den Boden zu erheben. Diese Aufgabe wird in verschiedener Weise gelöst, und je nach den besonderen Einrichtungen und Mitteln, die zur Erreichung des Zieles dienen, lassen sich 1. Winde- oder Schlingpflanzen, 2. Rankenpflanzen oder Rankenkletterer, 3. Wurzelkletterer, 4. Spreizklimmer unterscheiden.

Während bei den Windepflanzen (Bohne, Hopfen etc.) Umschlingen eines aufrechten oder wenig geneigten Stabes durch die Circumnutation und die mit dieser verknüpften Bewegungsvorgänge erzielt wird, werden die verschiedenartigen Greiforgane der Rankenpflanzen durch einen Contactreiz veranlasst, die Stütze zu erfassen. Zu den Wurzelkletterern gehören diejenigen Pflanzen, die sich, wie Hedera helix, Ficus stipulata, Tecoma etc. an Mauern u. s. w. erheben und mit Hilfe von Haftwurzeln befestigen. Die Spreizklimmer (z. B. die Kletterrosen, Kletterbrombeeren, Galium aparine) stützen sich einfach auf die Pflanzen, zwischen denen sie emporwachsen. Bei den vollkommeneren Spreizklimmern ist zugleich in verschiedener Weise für die Behauptung der gewonnenen Lage gesorgt. Theilweise geschieht dieses durch Blätter oder Sprosse, die sich erst entfalten und entwickeln, nachdem die Knospe durch das als Stütze dienende Gebüsch geschoben ist, theilweise sind Stacheln (bei der Rose etc.), Dornen oder Haare vorhanden, die wie Widerhaken wirken, also das Zurückziehen des Sprosses erschweren oder unmöglich machen.

Da es aber nicht die Aufgabe dieses Buches ist, eine Uebersicht der Kletterpflanzen zu geben oder die mannigfachen morphologischen und ökologischen Eigenthümlichkeiten derselben zu schildern[1]), so beschränken wir uns darauf,

---

1) Näheres bei Ch. Darwin, Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen 1876; A. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 629; H. Schenck, Beitr. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892; F. Ludwig, Lehrb. d. Biolog. d. Pflanzen 1895, p. 124. In diesen Werken, ferner z. B. bei Göbel, Organographie 1900, p. 606, 636 ist auch erörtert, dass, wie allgemein bekannt ist, Organe von verschiedener morpho-

das Wesen der besonderen Bewegungs- und Reactionsvorgänge zu behandeln, mit deren Hilfe die Ranken- und Schlingpflanzen ihr Ziel erreichen. Thatsächlich sind die übrigen Kletterpflanzen so aufgebaut und ausgestattet, dass sie mit den allgemein üblichen oder doch mit den an anderer Stelle behandelten oder zu behandelnden Bewegungen und Reactionen ihre Kletterarbeit vollbringen. Die wachsenden Sprosse der Spreizklimmer finden durch ihr Aufwärtsstreben, also durch dieselben directiven Reize wie andere Pflanzen, ihren Weg durch das Gebüsch etc., auf das sie weiterhin, infolge der Zunahme des Eigengewichts, herabsinken. Bei den Wurzelkletterern aber kommt das negativ heliotropische Reactionsvermögen hinzu (II, § 112), durch das der Spross veranlasst wird, sich an die Mauer u. s. w. anzuschmiegen. Hierdurch werden zugleich die Bedingungen, nämlich Beschattung, Feuchtigkeit und in manchen Fällen vielleicht eine Contactreizung, geschaffen, die verursachen, dass Haftwurzeln allein oder hauptsächlich gegen die Mauer hin entwickelt werden (I, p. 137; II, p. 107, 151).

Uebrigens sind durch die obige Eintheilung nur gewisse Typen gekennzeichnet, die durch Uebergänge verknüpft werden. So ist Cuscuta eine Schlingpflanze, bei welcher der windende Stengel zugleich (intermittirend) die Contactreizbarkeit eines Rankenkletterers besitzt. Der schlingende Stengel von Cuscuta und von Hoya producirt ausserdem Wurzeln, die bei der letztgenannten Pflanze nur zum besseren Befestigen, bei der parasitischen Cuscuta aber auch zur Gewinnung von Nahrung dienen. Ferner giebt es Pflanzen, die mit Haken ausgestattet sind, welche zunächst wie die Haken der bewehrten Spreizklimmer und fernerhin vermöge ihrer Contactreizbarkeit als sensible Greiforgane functioniren. Auch fehlt es nicht an Pflanzen, bei denen differente Organe gleichzeitig oder nacheinander in verschiedener Weise kletterthätig sind. So besitzen gewisse Bignoniaceen neben schlingenden Stengeln Ranken (Fadenranken oder reizbare Blattstiele), und bei einzelnen Arten werden schliesslich noch Sprosse getrieben, die sich nach der Art der Wurzelkletterer befestigen [1]). Zudem sind gewisse Pflanzen befähigt, sich je nach den Aussenbedingungen als kletternde oder als nicht kletternde Pflanzen zu entwickeln (II, p. 393).

Da sich die Kletterpflanzen unter Benutzung einer fremden Stütze zu Licht und Luft emporarbeiten und dieserhalb nicht für die Ausbildung eines tragfähigen Stengels zu sorgen haben, so vermögen sie bei gleichem Materialaufwand schneller in die Länge zu wachsen als andere Pflanzen, und es ist bekannt, dass z. B. der Stengel des Hopfens in einigen Sommermonaten bis zu 12 m lang wird (II, p. 17). In dem verhältnissmässig dünnen Stengel müssen aber natürlich die Leitbahnen besonders leistungsfähig ausgebildet sein, damit der ansehnlichen Blattmenge die grosse Wassermenge zugeleitet werden kann, die zur Deckung des Transpirationsverlustes nothwendig ist (I, 197).

Je nach der Natur der Stützen ist die eine oder die andere der genannten Klettereinrichtungen die am besten functionirende. So sind die Windepflanzen

---

logischer Dignität zu gleichen Zwecken ausgebildet sind. Einige diesbezügliche Bemerkungen, sowie Notizen über das Vorkommen von Klettervorrichtungen bei niederen Pflanzen finden sich in den folgenden §§.

1) Schenck, l. c. p, 7, 134, 156; Darwin, l. c.

darauf berechnet, sich an einem dünneren Stamme, überhaupt an einer isolirten, aufrechten Stütze emporzuarbeiten, während die Rankengewächse am besten zwischen Gebüsch, an Spalieren etc. klettern, also da, wo sich zahlreiche Fasspunkte bieten. Derartigen Verhältnissen sind auch die Spreizklimmer angepasst. Dagegen vermögen die Wurzelkletterer als Stütze eine Mauerfläche etc. zu benutzen, die einem Rankenkletterer nur zugänglich ist, wenn die reizbaren Greiforgane mit Saugplatten (wie bei Ampelopsis) oder mit geeigneten Krallen ausgestattet sind. Natürlich giebt es in jedem der genannten Typen gute und schlechtere Kletterer, und man kann nur ganz im allgemeinen sagen, dass uns die Rankenkletterer als diejenigen Kletterpflanzen erscheinen, die ihrem Zwecke am besten und vollkommensten angepasst sind.

Der aus dem Boden tretende Spross ist gewöhnlich erst zum Klettern befähigt, nachdem er eine gewisse Länge erreicht hat. Findet er dann keine Stütze, so senkt er sich durch das eigene Gewicht und wächst nun analog wie ein Ausläufer auf dem Boden fort. Unter diesen Umständen befindet sich die Pflanze solange unter günstigen Beleuchtungsbedingungen, bis die Sprossspitze ein beschattendes Buschwerk etc. erreicht, das dann, wie eine jede geeignete Stütze, zur Ausübung der Kletterthätigkeit benutzt wird. Ob indess die Pflanze durch dieses Fortwachsen auf dem Boden eine Stütze findet, ist dem Zufall anheim gegeben. Denn diese Pflanzen sind nicht mit Sensibilitäten ausgestattet, durch welche die Sprosse veranlasst werden, sich nach der Stütze hinzuwenden, und selbst der negative Heliotropismus, durch den der Stengel des Epheu u. s. w. gegen die Mauer hin getrieben wird, kommt erst in Betracht, wenn der Spross sich schon in der Nähe der Mauer befindet. Innerhalb des von der Pflanze beherrschten Bereiches wird natürlich die Erreichung der Stütze durch alle Bewegungen begünstigt. In diesem Sinne wirken also ebensowohl die passiven Bewegungen durch den Wind wie die activen Circumnutationen, die nicht nur von den Schlingpflanzen, sondern auch von den Sprossen vieler Rankenkletterer ausgeführt werden (II, § 80). Bei letzteren pflegen zudem die Ranken lebhaft zu circumnutiren, und in einigen Fällen wird die Bewegung der Ranke ausserdem noch durch die Tagesbewegungen des die Ranke tragenden Blattes unterstützt[1]).

§ 84. Das Winden der Schlingpflanzen.

Trifft der frei nutirende Sprosstheil (II, p. 382) einer typischen Windepflanze (Bohne, Hopfen, Winde u. s. w.) auf eine feststehende, aufrechte Stütze, so umschlingt er diese in aufsteigenden Schraubenlinien und klettert nun weiter, indem die neuen Zuwachsstücke ebenfalls in einer Schraubenlinie um den Stab gewunden werden. Diese Windungen kommen aber nicht etwa zu Stande, indem der fortwachsende Sprossgipfel sich eng angeschmiegt um die Stütze bewegt, sondern sind vielmehr das Endresultat einer verwickelten Thätigkeit, die zur Folge hat, dass der nach Circumnutationsbewegungen strebende wachsende Sprossgipfel abwechselnd der Stütze angepresst wird, um sich dann immer wie-

1) So nach Darwin (l. c. p. 90) bei Mutisia clematis.

der von dieser mehr oder weniger abzuheben (Fig. 37, 38)[1]. Zwar sind die zu Grunde liegenden Vorgänge noch nicht völlig aufgeklärt, jedoch ist soviel gewiss, dass das Umschlingen bei den typischen Windepflanzen nicht, wie bei den Ranken, durch einen von der Stütze ausgehenden Contactreiz veranlasst wird, sondern dass die Stütze nur mechanisch wirkt, d. h. die Widerlage bildet, um welche die Windungen unter den obwaltenden Bedingungen durch die active Bewegungsthätigkeit des circumnutirenden Sprosses erzeugt werden.





Fig. 37. Convolvulus arvensis (verkleinert).

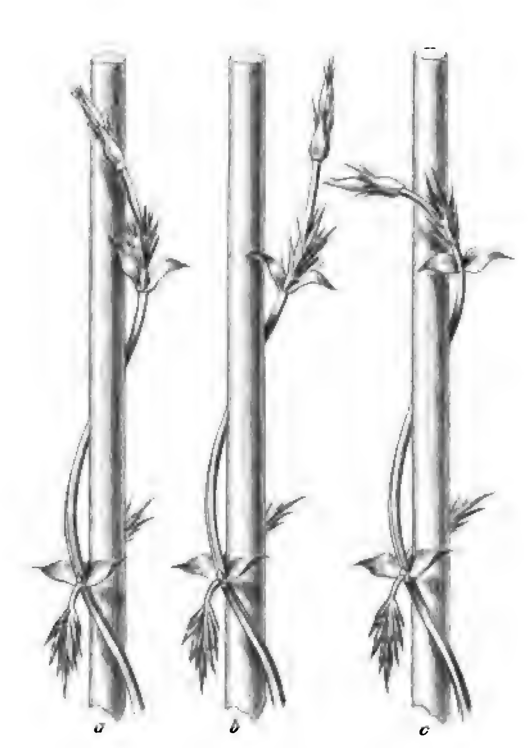


Fig. 38 *a b c*. Windende Sprossspitze von Humulus lupulus in verschiedenen Phasen der Bewegung (verkleinert).

Die Nothwendigkeit der Circumnutationsbewegungen für das Winden ergiebt sich aus der Erfahrung, dass ohne eine ansehnliche rotirende Nutation kein Winden stattfindet. Folglich geht die Windefähigkeit dem Keimstengel der Bohne, den aus dem Rhizom hervortretenden Sprossen des Hopfens, überhaupt, auch bei den besten Schlingpflanzen, denjenigen Sprossen ab, die noch nicht

1) Näheres bei Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876; H. de Vries, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 326; S. Schwendener (1881), Gesammelte Botan. Mittheilg. Bd. I, p. 405; Baranetzki, Die kreisförmige Nutation u. das Winden der Stengel 1883, p. 54; H. Schenck, Beiträge z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, p. 115.

genügend circumnutiren[1]). Demgemäss wird durch den etiolirten Stengel von Tropaeolum majus, Polygonum fagopyrum u. s. w. mit der Circumnutation auch die Befähigung zum Winden gewonnen (II, p. 393).

Ferner hört mit der Circumnutation auch das Winden auf, wenn die einseitige Wirkung der Schwerkraft auf die Pflanze durch Drehung am Klinostaten eliminirt wird (II, p. 392). Unter diesen Umständen hat sogar die selbstthätige Geradestreckung (der autonome Orthotropismus) zur Folge, dass die jugendlichen, noch wachsthumsthätigen Windungen sich wiederum abwickeln und zu einem geraden Sprossstücke werden[2]). Da aber durch die Versuchsanstellung eine jede einseitige Schwerkraftwirkung aufgehoben wird, so geht aus dem erwähnten Erfolge nicht hervor, ob die Schwerkraft nur durch die Erzeugung der Circumnutation oder noch in anderer Weise bei dem Winden wirksam ist.

Das Verhalten am Klinostaten beweist zugleich, dass durch den Contact mit der Stütze keine Reizwirkung ausgeübt wird, welche das Abwickeln und das Entfernen des Sprosses von der Stütze zu verhindern vermag. Da indess bei Cuscuta am Klinostaten nicht nur die Circumnutation, sondern auch die Contactreizbarkeit aufgehoben wird (II, p. 393, 404), so kann aus dem besagten Resultat nicht mit Sicherheit gefolgert werden, dass dem Stengel der anderen Schlingpflanzen unter normalen Verhältnissen die Contactreizbarkeit abgeht. Thatsächlich ist dieses aber der Fall. Denn durch Reibung mit einem festen Körper lässt sich wohl an dem Stengel von Cuscuta und Lophospermum scandens (II, § 86), aber nicht an dem Stengel von Phaseolus und den anderen hier behandelten Schlingpflanzen eine Krümmungsbewegung auslösen. Dieses negative Resultat erhält man ebenso, wenn eine Flanke des Sprosses wiederholt gerieben wird, oder wenn man, wie es Darwin that, einen dauernden Contact durch das Aufsetzen einer Holzgabel, oder nach de Vries dadurch herstellt, dass der circumnutirende Spross einen Stab vor sich herzuschieben hat, der in geeigneter Weise an einer Drehwage befestigt ist[3]).

Zur Erzielung und zur Fortsetzung des Windens genügt aber nicht die normale (symmetrische) Circumnutation[4]). Denn durch diese wird das horizontale oder geneigte freie Ende eines Sprosses, der durch das Umwinden einer Stütze

---

1) Vgl. H. Mohl, Ranken u. Schlingpflanzen 1827, p. 104; Ch. Darwin, l. c. p. 4, 26, 33 etc.; Schenck, l. c. p. 128.

2) Vgl. Bd. II, p. 392 und die dort citirte Literatur. [Ebenso verhält sich Bowiea volubilis, die nach W. Voss (Bot. Ztg. 1902, Originale p. 231) bei horizontaler Aufstellung am Klinostaten dann windet, wenn sie in der Richtung von der Spitze nach der Basis einseitig beleuchtet wird, weil bei dieser Pflanze auch die einseitige Beleuchtung (aus analogen Gründen wie die Schwerkraft) Circumnutation veranlasst. Thatsächlich reagirt diese Pflanze stärker heliotropisch als andere Windepflanzen.]

3) Während H. Mohl (l. c. p. 112) irrigerweise eine Contactreizung annahm, lässt Palm (Ueber d. Winden d. Pflanzen 1827, p. 20, 97) das Winden durch die rotirende Nutation zu Stande kommen. Das Fehlen der Contactreizbarkeit wurde dann exact von Ch. Darwin (l. c. p. 12) und H. de Vries (l. c. p. 321) erwiesen. Späterhin trat nochmals F. G. Kohl (Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 15, p. 327) für die Contactreizbarkeit ein. Dass diese Annahme aber nicht durch die Versuche Kohl's gerechtfertigt wird, ist z. B. von H. Ambronn (Zur Mechanik des Windens 1884, I, p. 32, Sep. a. Bericht. d. sächs. Ges. d. Wissenschaft) dargethan worden.

4) Baranetzki, l. c. p. 11, 16 unterscheidet symmetrische und asymmetrische Nutation.

oder durch gewaltsames Festhalten fixirt ist, um eine horizontale oder schiefstehende (ideelle) Achse circumnutiren (asymmetrische Circumnutation Baranetzki's). Mit Hilfe eines schiefstehenden Kautschukschlauches, dessen freies Ende man Kreise, Ellipsen u. s. w. beschreiben lässt, kann man sich leicht überzeugen, dass auf diese Weise kein Winden um eine verticale Stütze zu Stande kommt. Es muss also in irgend einer Weise durch die Regulirung der Bewegungsthätigkeit bewirkt werden, dass der wachsende und circumnutirende Sprosstheil die Stütze sicher und gleichmässig umwindet.

Dieser Erfolg soll nach Schwendener[1]) durch die Greifbewegungen, d. h. dadurch erreicht werden, dass der circumnutirende Gipfeltheil des Sprosses jedesmal dann, wenn er sich gegen die Stütze presst, einen mechanischen Zug auf die anschliessenden Stengeltheile ausübt, durch den diese herbei- und um die Stütze gezogen werden. Faktisch wird eine solche Zugwirkung durch die sich periodisch wiederholende Anpressung der nutirenden freien Sprossspitze und auch, wie des näheren bei Schwendener (l. c.) zu ersehen ist, durch den Druckwechsel entwickelt, der sich in dem der Stütze angepressten, aber noch nicht ausgewachsenen Stengelstücken in Folge der Circumnutationsbewegungen rhythmisch wiederholt. Mit dieser Thatsache und durch die Untersuchungen Schwendener's ist aber noch nicht entschieden, ob das Winden allein durch diese Greifbewegungen erzielt wird, oder ob diese nur unterstützend mitwirken. In der That wird den Greifbewegungen nur eine unterstützende Bedeutung zufallen, wenn auch ohne diese, wie es Baranetzki (l. c. p. 65) für Dioscorea batatas fand, die Stütze umwunden wird. Es ist aber auch sehr wohl möglich, dass aus der Gesammtheit des Bewegungs- und Reactionsvermögens unter den obwaltenden Bedingungen eine solche Vertheilung der Wachsthumsthätigkeit resultirt und erhalten wird, dass fortwährend das Wachsthum in der von der Stütze abgewandten Flanke des Stengels gefördert ist, und dass durch diese Epinastie das bestimmt gerichtete Einkrümmen des Stengels und damit das Umschlingen der Stütze bewirkt wird[2]). Eine analoge Regulation ist ohnehin nothwendig, um zu erzielen, dass der freie Spitzentheil des Sprosses dauernd homodrom, d. h. in der Windungsrichtung gekrümmt bleibt[3]), obgleich in Folge der Circumnutation die vorausgehende und somit auch diejenige Flanke wechselt, welche die Concavität der homodrom gekrümmten Sprossspitze einnimmt. Uebrigens ist auch nach der Theorie Schwendener's das Winden eine physiologische Leistung der Pflanze, die durch eine bestimmt geregelte Bewegungsthätigkeit erzielt wird, welche als gegeben vorausgesetzt wird.

Bei der Beurtheilung der Causalität des Windens ist wohl zu beachten, dass die Pflanze ein lebendiger Organismus ist, dessen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten aller Voraussicht nach auch in diesem Falle durch die Inanspruch-

---

1) S. Schwendener, Gesammelte Botanische Mittheilung. Bd. I (1881), p. 405; (1886), p. 441.

2) Baranetzki, l. c. p. 38; F. Noll, Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde 4. Febr. 1895 und Strasburger's Lehrb. d. Botanik 1898, III. Aufl., p. 225.

3) H. de Vries, l. c. p. 336, 341; Ch. Darwin, l. c. p. 10; Baranetzki, l. c. p. 16, 65; endSchwener, Gesammelt. Botan. Mittheilg. (1882), p. 436; R. Kolkwitz. Ber. d. Botan. Gesellsch. 1895, p. 513.

nahme und durch die jeweiligen Bedingungen in zweckdienlicher Weise modificirt und regulirt werden. Man kann desshalb z. B. nicht von vornherein behaupten, dass der Verlauf der Stimmung und der Stimmungswechsel, durch welche die Circumnutation erzielt wird (II, p. 392), nach Beginn und während des Windens in keiner Weise modificirt werden. Jedenfalls ist die specifische Reactionsfähigkeit keine unveränderliche Grösse, wie sich schon daraus ergiebt, dass die Pflanze nicht in allen Entwickelungsphasen die rotirende Bewegung ausführt (II, § 83). Auch ist schon (II, p. 393) darauf hingewiesen, dass noch unentschieden ist, ob der Stimmungswechsel, der zur Circumnutation führt, auch am Klinostaten fortdauert, an dem factisch die Contactreizbarkeit des Stengels von Cuscuta erlischt. Das normale Winden dieser Pflanze ist zugleich ein Beispiel dafür, dass die Sensibilität (in diesem Falle die Contactreizbarkeit) durch die Inanspruchnahme rhythmisch schwindet und wiederkehrt.



Fig. 39. Freie Windungen von Humulus lupulus.

Für eine gewisse Beeinflussung der Gesammtthätigkeit durch das Winden, also durch die Inanspruchnahme, spricht schon die Erfahrung von Sachs[1], dass die Fortentwickelung der Triebe nicht selten merklich gehemmt wird, wenn dieselben über die Stange hinauswachsen oder von Anfang an keine Stütze finden. Noch auffallender ist dieses nach Raciborski[2] bei verschiedenen tropischen Schlingpflanzen der Fall. Unter diesen giebt es auch solche, bei denen das Nichtfassen einer Stütze die Hemmung der Blattentwickelung oder das Abwerfen der bereits gebildeten Blätter und endlich das Absterben des Sprossvegetationspunktes zur Folge hat.

Ferner scheint nach den Beobachtungen Baranetzki's in den windenden Sprosstheilen das Erlöschen des Längenwachsthums beschleunigt und die Circumnutationsbewegung vermindert zu werden[3]. Damit steht es wohl im Zusammenhang, dass im allgemeinen durch ungünstige Wachsthumsbedingungen, sowie durch Abschneiden oder Festklemmen des Sprosses die Bildung freier Windungen (Fig. 39) begünstigt wird. Solche Windungen, die also ohne Mithilfe einer Stütze entstehen, trifft man bei manchen Pflanzen (Akebia quinata, Menispermum canadense u. s. w.) nicht selten im Freien an solchen Sprossen, die keine Stütze erfassten oder über die Stütze hinauswuchsen. Durch das Festhalten oder Festklemmen des Sprosses in einiger Entfernung von der Spitze lässt sich aber bei vielen Pflanzen die Bildung freier Windungen hervorrufen, die freilich oft nur unvollkommen ausfallen[4]. Jedenfalls kennzeichnen diese freien Windungen eine physiologische Reaction, die unter

1) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1887, II. Aufl., p. 711.

2) M. Raciborski, Flora 1900, p. 2. Eine Contactreizbarkeit geht diesen Sprossen ab.

3) Baranetzki, l. c. p. 61 ff.

4) H. de Vries, l. c. p. 324, 339; Baranetzki, l. c. p. 42; Sachs, l. c. p. 707. — Gelegentlich beobachtete ich an einer Cultur von Phycomyces nitens, dass die Mehrzahl der einzelligen Fruchtträger spiralig gewunden war. Auch giebt es Varietäten, deren Sprosse, wie bei Juncus effusus var. spiralis, stets schöne Spiralwindungen bilden. — Ueber autonome Windungen vgl. II. p. 386; II, § 88.

bestimmten Bedingungen gesetzmässig eintritt. Es ist also wohl möglich, jedoch bis dahin nicht erwiesen, dass auch durch das Erfassen einer Stütze, direct oder indirect, das Bestreben nach Bildung freier Windungen erweckt wird, und dass diese active Krümmungsthätigkeit bei dem Zustandekommen der Windungen mitwirkt. Hiergegen spricht nicht, dass die freien Windungen oft ziemlich bald wieder ausgeglichen werden, denn ebenso verhalten sich die um eine Stütze gebildeten Windungen, wenn nach der Entstehung derselben der Stab sofort herausgezogen wird.

Ob diese Bedingungen und Vorgänge auch mithelfen, dass der asymmetrisch nutirende jüngste Sprosstheil dauernd eine homodrome Krümmung bewahrt (II, p. 403), ist noch unbekannt. Doch ist nicht ausgeschlossen, dass das epinastische Wachsthum an einer (zur Windungsrichtung) bestimmt orientirten Flanke mit dem Aelterwerden des Internodiums energischer ausfällt und ein weitgehendes actives Einkrümmen des windenden Stengels verursacht. Jedenfalls wird aber durch die schon erwähnte homodrome Krümmung der circumnutirenden Sprossspitze erwiesen, dass durch die Gesammtheit der obwaltenden inneren und äusseren Bedingungen eine bestimmt gerichtete Krümmung verursacht und erhalten wird, obgleich der Spross physiologisch radiär ist, und obgleich somit eine jede Kante die Concavität oder Convexität der Krümmung einnehmen und ebenso bei dem Winden die der Stütze angepresste Flanke werden kann[1]).

Wie diese homodrome Krümmung der Spitze zu Stande kommt, ist noch nicht näher aufgeklärt. Vermuthlich resultirt sie aus dem Zusammengreifen verschiedener innerer und äusserer Factoren, unter denen wohl auch die autonome und aitionome Aenderung der Stimmung, sowie die hiermit verknüpfte, reactionelle Ausnutzung der Aussenwelt (II, p. 388) eine Rolle spielen dürften. Eine tiefere Einsicht ist natürlich nicht gewonnen, wenn man diese Paranastie (II, p. 83) durch die Annahme eines Lateralgeotropismus erklärt, dessen Existenz (als eine reactionelle Einheit) durch die Untersuchungen Baranetzki's[2]) und Noll's[3]) nicht erwiesen ist. Allerdings glaubt Ambronn[4]) diese homodrome Krümmung als die nothwendige Folge aus dem Zusammenwirken von Circumnutation und negativem Geotropismus ableiten zu können. Indess bezweifelt Schwendener[5]) die Berechtigung von Ambronn's Deductionen. In diesen werden zudem mit Unrecht die Circumnutation und der negative Geotropismus als constante Grössen angesehen, und es wird nicht genügend berücksichtigt, dass auch die Circumnutation und die hiermit zusammenhängende klinotrope Lage des Sprosses die Folgen von regulatorisch gelenkten geotropischen Reactionen sind. Dass ferner die Theorie von de Vries[6]) unhaltbar ist, nach der die bestimmte Richtung der homodromen Krümmung durch das Gewicht der Sprossspitze, d. h. durch

---

1) de Vries, l. c. p. 329. — Uebrigens ist die Circumnutation die Folge der wechselnden, also labilen Induction (II, p. 167) einer physiologischen Dorsiventralität.

2) Baranetzki, l. c. p. 38.

3) F. Noll, Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde 4. Febr. 1895 u. Strasburger's Lehrb. d. Botanik 1898, III. Aufl., p. 225. [Noll, Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. 8. Juli 1901. Dass analoge Wirkungen, wie durch die Schwerkraft, durch die Centrifugalkraft erzielt werden können, ist selbstverständlich, vgl. Bd. II, § 111.]

4) H. Ambronn, Zur Mechanik d. Windens 1885, II. Th., p. 19, 47 (Sep. a. Sitzungsb. d. Säch. Gesellsch. d. Wissensch.); Ber. d. bot. Gesellsch. 1887, p. 105.

5) S. Schwendener (1886), Gesammelt. Botan. Mitthlg., Bd. I, p. 452.

6) H. de Vries, l. c. p. 337.

das hierdurch erzielte Torsionsmoment erhalten wird, ist von verschiedenen Forschern[1] dargethan.

Thatsächlich vermögen wir derzeit nicht einmal genügend die näheren Factoren zu präcisiren, durch deren Zusammengreifen das Winden zu Stande kommt. Beachtet man aber, dass trotz der mannigfachen und veränderlichen Bewegungen der Sprossspitze endlich ganz regelmässige Windungen mit einem bestimmten Neigungswinkel gebildet werden, so kann man nicht bezweifeln, dass aus der Lage u. s. w. bestimmte dirigirende Reizwirkungen entspringen, bezw. durch die inneren Veränderungen nutzbar gemacht werden. Dabei ist aber sehr wohl möglich, dass in dem einen Falle die Greifbewegungen, in dem anderen die active Krümmung des Internodiums die Hauptrolle spielten. Denn das Winden ist immer der Erfolg einer bestimmt dirigirten Wachsthumsthätigkeit, und zu den dirigirenden Factoren gehört bei Cuscuta sowie bei Lophospermum (II, § 86 auch die Contactreizbarkeit, die bei den Ranken der Hauptfactor ist, durch welchen das Umschlingen einer Stütze veranlasst wird. Wenn eine solche Contactreizbarkeit zumeist bei den typischen Windepflanzen fehlt, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass indirect durch die Berührung mit der Stütze (durch das Anpressen, die Erhaltung der Krümmung etc.) Reizwirkungen ausgelöst werden, die eine gewisse Rolle bei dem Winden spielen. Bei dem Zustandekommen der Windungen und der Circumnutation sind aber immer (trotz des Mangels einer Contactreizbarkeit) verschiedene Reizwirkungen betheiligt.

§ 85. Weiteres über Schlingpflanzen.

Nachdem im vorigen § im allgemeinen die Ursachen des Windens besprochen sind, soll hier noch einiges zur Ergänzung und Erläuterung der Eigenheiten der Schlingpflanzen und des Windens (ohne Contactreizbarkeit) mitgetheilt werden.

Es wurde schon auf den Zusammenhang zwischen Circumnutation und Winden und ebenso darauf hingewiesen, dass nur gewisse Pflanzen und Pflanzenorgane zu diesen Bewegungen befähigt sind. Diese Fähigkeit pflegt zweckentsprechenderweise den ersten Internodien der Keimpflanze und der aus Rhizomen etc. entwickelten Sprosse, also Stengeln abzugehen, die noch genügend tragfähig sind, um sich aufrecht zu erhalten (II, p. 383, 401). Ausserdem sind nicht alle Sprosse einer Pflanze zum Winden bestimmt. Denn wenn auch bei vielen Schlingpflanzen alle über den Boden tretenden Laubsprosse schlingen, so sind doch bei anderen Pflanzen nur bestimmte Langtriebe befähigt zu winden[2].

Da aber manche Pflanzen nur unter bestimmten Culturbedingungen winden (II, p. 402), so ist es begreiflich, dass auch in der Natur gewisse Pflanzen nicht an jedem Standort als Windepflanzen gefunden werden. Eine solche Verschiedenheit trifft man besonders bei den minder tüchtigen Windepflanzen, die be-

---

1) Baranetzki, l. c. p. 69; Schwendener, 1881, l. c. p. 403, 416; Ambronn, l. c. 1885, p. 25.

2) Thatsachen bei H. Schenck, Beitr. z. Biol. u. Anatom. der Lianen 1892, p. 115; Goebel, Organographie 1900, p. 636; Ch. Darwin, Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 32. [W. Voss, Bot. Zeitg. 1902, p. 249, Celastrineen.]

sonders an schattigen und feuchten Orten winden, also da, wo lange und schwächliche Stengel entwickelt werden. Unter solchen Bedingungen winden z. B. gelegentlich Solanum dulcamara und Cynanchum vincetoxicum[1]). Dagegen ist es noch zweifelhaft, ob nur die äusseren Verhältnisse bewirken, dass die Sprosse von Polygonum convolvulus nicht in jeder Jahreszeit winden[2]). Auf den Aussenbedingungen beruht es aber offenbar, dass nach Darwin (l. c. p. 33) Ipomoea argyroides und zwei Arten von Ceropegia in England Schlingpflanzen sind, während sie in ihrer Heimat, im trockenen Südafrika, nicht winden. Andererseits haben einzelne Varietäten, so z. B. gewisse Culturrassen von Phaseolus multiflorus, mit der Veränderung der Wuchsverhältnisse die Fähigkeit zum Winden verloren[3]).

Die Windefähigkeit ist besonders bei höheren Pflanzen und bei diesen zumeist an oberirdischen Stengeltheilen ausgebildet; jedoch sind z. B. Lygodium scandens und Blechnum volubile Beispiele für windende Blätter[4]). Schlingende Wurzeln und Rhizome sind nicht sicher bekannt, denn es ist fraglich, ob die Windungen, die gelegentlich an Luft-, Erd- und Wasserwurzeln[5]) beobachtet wurden, mit Hilfe der Circumnutation oder durch eine Contactreizung entstanden. Diese Fragen sind unter anderem auch nicht entschieden in Bezug auf die Fäden von Algen, die sich gelegentlich um Stützen schlingen[6]), und in Bezug auf die Rhizoiden von Catharinea undulata, die sich gegenseitig umwinden[7]).

Bis dahin ist stets Uebereinstimmung zwischen Circumnutations- und Winderichtung beobachtet, und zwar sind die meisten Pflanzen links (d. h. entgegen dem Lauf des Uhrzeigers und der Sonne) gewunden, wie z. B. Convolvulus Fig. 37, p. 401), Phaseolus, Ipomoea purpurea, Menispermum canadense, Aristolochia sipho, Periploca graeca. Dagegen sind Humulus lupulus (Fig. 38, p. 401), Polygonum convolvulus, Lonicera caprifolium, Testudinaria elephantipes Beispiele für rechtswindende Pflanzen. In der Regel wird die Windungsrichtung constant eingehalten, jedoch kommt unter anderem bei Polygonum complexum, Testudinaria sylvatica, Solanum dulcamara vor, dass einzelne Individuen oder dass einzelne Sprosse desselben Individuums in entgegengesetzter Richtung schlingen. Bei Loasa aurantiaca, Scyphantus elegans, Blumenbachia lateritia, Tropaeolum tricolorum, Ipomoea jucunda, Hibbertia dentata wird sogar an demselben Spross gelegentlich oder öfters eine Umwendung der Windungsrichtung gefunden[8]).

Ein solches Umwenden ist nur möglich, wenn in den schon ausgebildeten

---

1) Ch. Darwin, l. c. p. 32; Schenck, l. c., p. 128.
2) Palm, Ueber d. Winden d. Pflanzen 1827, p. 43, 94.
3) Ch. Darwin, l. c. p. 33.
4) Vgl. Schenck, l. c. p. 113.
5) G. Hochreutiner, Rev. général. d. Botan. 1896, Bd. 8, p. 92. Vgl II, § 86.
6) Palm, l. c. p. 44.
7) Schimper, Réch. s. l. mousses 1848, Taf. IV, Fig. 15, 16. — Ein gewisses Umwinden findet man zuweilen auch an den Fadenbüscheln von Spirogyra, die in feuchte Luft ragen. Hofmeister, Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturk. in Württemberg 1847, Jahrg. 30, p. 226. [E. Winkler, Krümmungsbewegungen von Spirogyra 1902.] — Ueber Contactreizbarkeit bei Fäden etc. niederer Organismen siehe II, § 86.
8) Weitere Thatsachen bei Ch. Darwin, l. c.; Schenck, l. c. p. 123 und in den an diesen Stellen citirten Schriften.

Windungen die Wachsthumsbefähigung rechtzeitig so weit vermindert wird, dass bei der Umkehrung der Circumnutationsrichtung kein Abwickeln der sämmtlichen Windungen erfolgt. Denn würde ein solches Abwickeln eintreten, so könnten ebensowenig bleibende Windungen entstehen, wie bei einer Pflanze, die durch rechtzeitige Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung (auf dem Klinostaten) immer wieder veranlasst wird, die soeben gebildeten und in Bildung begriffenen Windungen abzuwickeln. Sofern aber unter künstlichen oder normalen Bedingungen immer nur ein Theil der gebildeten Windungen beseitigt wird, kann das Schlingen, wenn auch verlangsamt, fortschreiten. Ja es kann sogar trotz der Umwendung der rotirenden Nutation ein homodromes Winden herauskommen, wenn die Umwendung der Circumnutation nur solange anhält, dass ihre Wirkung immer wieder eliminirt wird[1]). Uebrigens wird auch bei dem normalen Winden die Sprossspitze bei jedem Circumnutationsumlauf mehr oder weniger von der Stütze abgehoben, und zuweilen wird hier sogar eine in Bildung begriffene Windung von dem Stabe abgewickelt (II, p. 400).

Das Zustandekommen des Schlingens bringt es mit sich, dass kein bestimmtes constantes Verhältniss zwischen der Anzahl der Windungen und der Circumnutationsumläufe besteht. Im allgemeinen entsteht erst für einige oder sogar für zahlreiche Circumnutationsumläufe eine Windung. Die Ausbildung einer Windung fordert also der Regel nach auch mehr Zeit, als die Vollendung eines Umlaufes durch den frei nutirenden (über die Stütze hinausgewachsenen) Sprossgipfel. So beobachtete Ch. Darwin (l. c. p. 13), dass ein freier Sprossgipfel von Ceropegia, der einen Umlauf in sechs Stunden ausgeführt hatte, nach Darbietung einer Stütze in $9^1/_4$ Stunden eine Windung ausbildete. Dieselbe Zeit gebrauchte zur Formirung einer Windung der Spross von Aristolochia gigas, der zuvor einen Nutationsumlauf in fünf Stunden vollbracht hatte[2]). Unter Berücksichtigung des hier Gesagten und der Bedingungen für das Winden ist es ohne weiteres verständlich, dass die Befähigung zum Schlingen nicht durch eine jede ansehnliche, sondern nur durch eine bestimmt geregelte Nutation gewonnen wird. Natürlich kann man auch einen nicht selbstthätig circumnutirenden Spross dadurch zum Winden bringen, dass man ihn in der früher (II, p. 393) angegebenen Weise durch entsprechende Lenkung einer tropistischen Reizwirkung in circumnutirende Bewegung setzt und um eine Stütze herumführt.

Bei genügender Dicke der Stütze legen sich dieser die Windungen sogleich fest an. Ist aber ein dünner Draht oder Bindfaden als Stütze geboten, so bilden sich in vielen Fällen lockere Windungen. Diese werden dann vielfach auch der dünnsten Stütze angepresst, indem sie durch entsprechendes Wachsthum steiler werden und sich damit zugleich in analoger Weise verengern, wie die Windungen einer Spiralfeder, die gewaltsam in die Länge gezogen wird[3]). Es ist dieses wohl theilweise die Folge der autotropen, besonders aber der geotropischen Eigenschaften, die sich in einiger Entfernung von der Sprossspitze, also auch in den jugendlichen Windungen, derart ändern, dass der Stengel eine orthotrope

1) Solches beobachtete z. B. Ch. Darwin (l. c. p. 47) bei Hibbertia dentata.

2) Ueber die Schnelligkeit der Circumnutationsbewegung vgl. II, p. 383.

3) Literatur: de Vries, l. c. p. 326; Baranetzki, l. c. p. 58; Schwendener, l. c. 1881, p. 419; Ambronn, l. c. I, p. 5; II, p. 35.

Lage anzunehmen strebt[1]). Durch dieses Bestreben werden ja auch nach der Entfernung einer dickeren Stütze die soeben gebildeten Windungen wieder ausgeglichen, während die etwas älteren unverändert bleiben, weil die Wachsthumsbefähigung ziemlich bald nach dem Umschlingen zu erlöschen pflegt. In Folge dieser Bestrebungen schmiegen sich die Windungen der Stütze fester an und üben auf diese einen ansehnlichen Druck aus, durch den z. B. ein hohler Papiercylinder zusammengepresst wird[2]). Die Ausgleichung der bestehenden Spannung bewirkt aber, dass sich bei Entfernung der Stütze auch die älteren Windungen sofort etwas verengern. Durch diese Anpressung wird zugleich die Fixirung der Pflanze an die Stütze gesichert, eine Fixirung, die durch Unebenheiten der Stütze und des Sprosses, in vielen Fällen ausserdem durch Klimmhaare (Humulus, Phaseolus) noch weiter gesteigert wird[3]).

Die mittlere klinotrope Stellung der Sprossspitze, sowie die bestimmt geregelte Bewegungsthätigkeit in Verbindung mit der gesetzmässigen Aenderung des Reactionsvermögens mit dem Alter des Sprosses machen es begreiflich, dass ein guter Kletterer um einen cylindrischen Stab sehr regelmässige, aufsteigende Windungen bildet. Bei vielen Pflanzen wird der Neigungswinkel der Windungen sogar durch eine mässige Aenderung des Durchmessers der Stütze nicht erheblich verändert. Im allgemeinen nimmt freilich der Neigungswinkel der Windungen mit der Abnahme der Dicke der Stütze bis zu einem gewissen Grenzwerth zu, den annähernd auch diejenigen Windungen einhalten, welche fernerhin steiler werden, weil sie sich bei ihrer Bildung nicht sogleich der zu dünnen Stütze anlegten[4]).

Eine Folge der Aufwärtsrichtung des circumnutirenden Sprosses ist es ferner, dass horizontale oder zu stark geneigte Stützen nicht umwunden werden, und dass sich unter Umständen sogar die jüngsten Windungen wieder abwickeln, wenn die Stütze aus der verticalen in eine horizontale Lage gebracht wird. In den Versuchen Mohl's (l. c. p. 132) wurde z. B. ein Bindfaden, der 20°, bezw. 40° gegen die Horizontale geneigt war, nicht mehr von dem Stengel von Ipomoea purpurea, bezw. von Phaseolus umschlungen[5]).

Weiter ist es begreiflich, dass auch die dünnste Stütze, aber nicht eine solche umwunden wird, die einen gewissen, specifisch verschiedenen Durchmesser überschreitet. Denn so wie der Mensch zwischen Daumen und Zeigefinger eine zu dicke cylindrische Stange nicht mehr festhalten kann, gelingt es auch den Schlingpflanzen nicht, um eine Stange zu winden, welche die eingekrümmte, nutirende Sprossspitze während der Anpressung nicht genügend zu umfassen vermag. Eben weil bei einigen tropischen Lianen der nutirende Sprossgipfel

---

1) Baranetzki, l. c.

2) Mohl (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 118) folgerte diesen Druck aus den Krümmungen, die ein als Stütze benutzter Bindfaden erfährt. De Vries (l. c. p. 327) fand, dass sich die Windungen sogleich verengen, wenn die Stütze entfernt wird.

3) Vgl. Schenck, l. c. p. 131.

4) Vgl. die in p. 408 Anm. 3 citirte Literatur.

5) [Nach Voss (vgl. Bd. II, p. 402 Anm. 2) umschlingt Bowiea volubilis auch stärker geneigte Stützen, wenn die stark positiv heliotropischen Sprosse dieser Pflanze seitlich beleuchtet werden. Denn dann wird als Resultante eine Circumnutation um eine (ideelle) geneigte Achse erzielt.]

sehr lang ist, vermögen sie Stämme bis zu 40 cm Durchmesser zu umschlingen. Auch Bohne und Hopfen winden immerhin noch um Stangen von 8—15 cm Durchmesser, während z. B. Convolvulus arvensis und Polygonum convolvulus gewöhnlich nicht mehr Stäbe umschlingen, deren Diameter 3—4 cm überschreitet[1]). Da bei derselben Art die Länge der nutirenden Sprossspitze individuell und nach den obwaltenden Bedingungen veränderlich ist, so kann es nicht überraschen, dass z. B. de Vries Wistaria chinensis Stützen von 16 cm Durchmesser umschlingen sah, während Ch. Darwin ein im Topf befindliches Exemplar dieser Pflanze nicht zum Umwinden von Stangen bringen konnte, die einen etwas geringeren Durchmesser besassen.

Von den angedeuteten und einigen anderen Verhältnissen hängt es auch ab, wie sich eine Schlingpflanze in Buschwerk und ebenso gegenüber Stäben benimmt, die in einiger Entfernung von einander stehen; ob sie also nur einen Stab umwindet oder einige Stäbe als eine einheitliche Stütze benutzt. Es bedarf auch keiner besonderen Erörterungen, warum sich die fortwachsende Sprossspitze an dem durch seine Schwere herabhängenden älteren Sprosstheil wiederum in die Höhe winden kann, und warum sich auch einige aufstrebende Sprosse derselben Pflanze wechselseitig umschlingen können. Auf das Verhalten gegenüber flachgedrückten und überhaupt gegen nicht runde Stützen braucht hier nicht eingegangen zu werden, da sich der Erfolg aus dem Gesagten ableiten lässt. Die Form der Stütze hat also jedenfalls einige Bedeutung. Die Qualität des als Stütze dienenden Materiales ist indess ohne Beang, während, wie schon bemerkt, eine gewisse Unebenheit oder Rauhheit der Stütze einigen Vortheil für das Festhalten und somit auch für das Winden bieten kann. Aeltere Anschauungen, die der Stütze wohl auch eine besondere Anziehungskraft beilegten, sind durch Mohl (l. c. p. 72) längst widerlegt.

Torsionen. Die Circumnutationsbewegung ist, wie schon früher (II, p. 383) dargethan wurde, nicht mit einer Stengeltorsion verknüpft, die sich aber bei den meisten Schlingpflanzen, wenn sie nicht winden, und zwar zumeist erst in den nicht mehr circumnutirenden Sprosstheilen, so ansehnlich ausbildet, dass sie sofort an dem spiraligen Verlauf von Stengelkanten u. s. w. erkennbar ist. Diese Torsion, die gleichsinnig wie die Circumnutations- und Windebewegung gerichtet ist, entsteht aus inneren Ursachen. Demgemäss ist ihre Entstehung unabhängig vom Winden und ebenso von der Circumnutation, wie sich daraus ergiebt, dass die homodrome Torsion auch am Klinostaten[2]) (trotz Aufhebung der Circumnutation, II, p. 392) zur Ausbildung kommt.

Bei einer Pflanze, die fest um eine Stütze gewunden ist, findet man aber in der Regel nur eine antidrome Torsion des Stengels, die in Folge des Windens gebildet wird und ungetrübt erhalten bleibt, wenn die Windungen derart angepresst und fixirt werden, dass die Ausführung der homodromen Torsion

1) Angaben bei Mohl, l. c. p. 134; Ch. Darwin, l. c. p. 29; Baranetzki, l. c. p. 56; S. Schwendener, l. c. p. 418; Schenck, l. c. p. 121. — Ueber die Länge der circumnutirenden Sprosstheile vgl. dieses Buch, Bd. II, p. 383. — Wenn holzige Windepflanzen Bäume mit secundärem Dickenwachsthum umschlingen, so üben sie denselben Einfluss auf das Dickenwachsthum aus, wie ein um den Baum gespanntes Stahlband. Vgl. z. B. Schenck, l. c. p. 122.

2) Baranetzki, l. c. p. 31.

mechanisch unmöglich gemacht ist. Denn dass diese Torsion in den formirten Windungen angestrebt wird, ergiebt sich daraus, dass sie in diesen Stengelstücken nach Entfernung der Stütze entsteht, und dass sie, analog wie bei freien Windungen, ganz oder theilweise ausgebildet wird, wenn die Windungen der Stütze nicht oder nur locker anliegen. Es ist also erklärlich, dass je nach der Fixirung der Windungen (die von der Stütze, der Natur der Pflanze etc. abhängig ist) der gewundene Spross antidrom, homodrom oder auch gar nicht tordirt erscheint, und dass die Angaben verschiedener Forscher über die Torsionsrichtung für dieselbe Pflanze nicht immer übereinstimmen [1].

Der Irrthum Mohl's (l. c.), die Circumnutation und das Winden werde durch die Stengeltorsion verursacht, wurde bereits durch Palm (l. c.) und besonders durch Ch. Darwin (l. c.) und de Vries (l. c.) widerlegt. Von den beiden zuletzt genannten Forschern wurde auch im allgemeinen der verschiedene Ursprung der homodromen und antidromen Torsion und das Zusammenwirken dieser antagonistischen Torsionen erkannt. Aber erst von Schwendener (l. c.), dem sich Baranetzki, Ambronn, Kolkwitz anschliessen, wurde näher dargethan, dass und warum speciell die antidrome Torsion als eine mechanische Folge des Windens entsteht. Wir unterlassen ein näheres Eingehen auf die Bildungsmechanik dieser Torsionen, deren Entstehung man sich übrigens z. Th. versinnlichen kann, indem man einen Kautschukschlauch um eine Stütze windet. Führt man den Schlauch so um die Stütze, dass die Drehung um die eigene Längsachse nicht gehemmt ist, so wird eine zuvor aufgetragene Längslinie von der convexen auf die concave Flanke wandern u. s. w. und im allgemeinen dem vor der Stütze stehenden Beschauer zugewandt sein. Man muss also die angestrebten Drehungen des Schlauches um die Längsachse verhindern, um den Schlauch so um die Stütze zu legen, dass die aufgetragene Längslinie überall die convexe Flanke einnimmt. Sobald man dann dem Schlauche die genügende Freiheit giebt, wird durch Drehung um seine Längsachse eine Ausgleichung der eingeführten Torsionsspannung stattfinden. Diese Ausgleichung wird aber nicht oder nur theilweise eintreten, wenn in derselben Weise ein wachsthumsfähiger Spross um die Stütze gewunden wird, da in diesem, auch bei den Windepflanzen, gewaltsame Krümmungen und Torsionen theilweise und mit der Zeit vollständig durch Wachsthum fixirt werden [2]. Werden die Windebewegungen auch nicht genau nach dem obigen Schema ausgeführt, so stimmen sie doch darin überein, dass auch durch sie im windenden Sprosse gewaltsam antidrome Drehungen entstehen, die durch Wachsthum fixirt werden. Näheres über das Zustandekommen dieser Torsionen ist bei Schwendener (l. c.) und bei Kolkwitz (l. c.) zu finden. Bei Kolkwitz (l. c. p. 512) ist auch erörtert, dass durch die Torsionen der Druck gegen die Stütze gesteigert wird, dass also auch die in den etwas älteren Stengeltheilen angestrebten, homodromen Torsionen dahin wirken, den locker gewundenen Spross fest an die Stütze zu pressen.

---

1) Näheres bei R. Kolkwitz, Ber. d. bot. Gesellsch. 1895, p. 497; S. Schwendener (1881), Gesammelte Botan. Mittheil. p. 420; H. Ambronn, Zur Mechanik d. Windens 1884, I; 1885, II (Sep. a. Sitzungsb. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch.); J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation und das Winden d. Stengel 1883, p. 66; H. de Vries, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 330; Ch. Darwin, Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 6.

2) Vgl. diesen Bd. II, p. 64; Kolkwitz, l. c. p. 505.

Aeussere Einflüsse. Unter Verweis auf die allgemeinen Bemerkungen in § 81 dieses Bandes, sowie auf das, was in § 84 u. 85 gesagt ist, soll hier nur kurz auf die heliotropischen Eigenschaften der schlingenden Sprosse hingewiesen werden. Nach den Beobachtungen von Mohl (l. c. p. 119), Dutrochet, Darwin [1]), Baranetzki [2]) sind die circumnutirenden Sprosstheile der Schlingpflanzen in der Regel positiv heliotropisch. Diese heliotropische Wirkung ist indess in zweckentsprechender Weise so schwach, dass dadurch die Circumnutation nicht aufgehalten wird, sondern nur eine gewisse Beschleunigung erfährt, wenn diese autonome Bewegung und die heliotropische Wirkung sich addiren, während eine Verlangsamung eintritt, wenn sich beide entgegenarbeiten. So wurden in den Versuchen Baranetzki's bei freier (symmetrischer) Nutation des Sprosses von Ipomoea purpurea der nach dem Licht hingehende Halbkreis in 55 Minuten, der vom Licht hinwegführende Halbkreis in 45 Minuten durchlaufen, und ähnliche Differenzen wurden bei Ipomoea sibirica und Polygonum convolvulus gefunden. Da aber unter diesen Umständen die heliotropische Wirkung durch den mit der freien Circumnutation verknüpften Wechsel der vorausgehenden Sprosskante (II, p. 382) abgeschwächt wird, so fällt, wie zu erwarten, die heliotropische Wirkung ansehnlicher bei der asymmetrischen Circumnutation aus, weil wenigstens unter gewissen Bedingungen die besagte Abschwächung gering ist. In der That beobachtete Baranetzki an der asymmetrisch nutirenden Sprossspitze von Ipomoea sibirica, dass der nach der Lichtquelle (und abwärts) gerichtete Halbumgang in 35 Minuten, der von der Lichtquelle (aufwärts) hinwegführende Halbumgang in 1 Std. 25 Min. und 1 Std. 15 Min. zurückgelegt wurde.

Während der positive Heliotropismus das Winden eher nachtheilig als günstig beeinflusst, ist es für das Umwinden vortheilhaft, dass sich in den etwas älteren, also in den schon gewundenen Sprosstheilen negativer Heliotropismus einstellt. Denn dadurch werden diese Stengelstücke veranlasst, sich thunlichst nach der Schattenseite, also nach der Stütze hin zu krümmen. Dieser negative Heliotropismus ist nach Baranetzki (l. c. p. 23) in den Sprossen von Ipomoea purpurea, Polygonum convolvulus, Dioscorea sinuata ansehnlich, während er in dem Stengel von Dioscorea batatas schwächer, in dem Stengel von Boussingaultia baselloides und Menispermum dahuricum gar nicht ausgebildet ist [3]).

§ 86. Die Rankenkletterer.

Die Rankenpflanzen, die das gemeinsam haben, dass die Contactreizbarkeit zu Kletterzwecken nutzbar gemacht wird, bieten eine weit grössere Mannigfaltigkeit von Klettereinrichtungen, als die Schlingpflanzen, die nur eine aufrechte Stütze in der besagten Weise (II, § 84, 85) zu umschlingen vermögen. Es

---

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 384.

2) Baranetzki, l. c. p. 21. Vgl. über den Heliotropismus d. Schlingpflanzen auch Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 38. [Nach Voss (Bot. Zeitg. 1902, Org. p. 238) ist der Spross von Bowiea volubilis stark positiv heliotropisch.]

3) Es ist noch nicht aufgehellt ob es etwa durch negativen Heliotropismus bedingt ist, dass nach Mohl (l. c. p. 120) gewisse Schlingpflanzen eine Stütze umschlingen sollen, wenn sie bei einer vom Licht hinweggehenden Bewegung auf dieselbe treffen, während dieses Umschlingen nicht gelingen soll, wenn sie sich nach dem Lichte hin bewegen.

lassen sich deshalb verschiedene Typen von Rankenkletterern unterscheiden[1]. Speciell als Fadenranker fassen wir alle diejenigen Pflanzen zu-



Fig. 40. **Bryonia dioica (etwas verkleinert).** *a* junge, spiralig eingerollte, *b* entfaltete und reizbare Ranke; *c* Ranke, welche die Stütze *d* umfasste; *d* ältere Ranke, die sich einrollte, ohne eine Stütze erfasst zu haben.

---

1) Näheres über morphologische und ökologische Verhältnisse der Rankenkletterer bei Ch. Darwin, Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876; H. Schenck, Beiträg. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, I, p. 135; F. Ludwig, Lehrb. d. Biolog. d. Pflanzen 1895, p. 126; K. Goebel, Organographie 1898, p. 139, 608. — Wir haben hier nicht zu berücksichtigen, dass functionell übereinstimmende Organe verschiedenen morphologischen Werth haben. Ich fasse desshalb auch als Fadenranken alle fadenförmigen Greiforgane zusammen, gleichviel ob es sich um Blatt- oder Stengelorgane handelt, und behalte diese Bezeichnung für das functionirende Organ auch dann bei,

sammen, bei denen, wie z. B. bei Bryonia und anderen Cucurbitaceen, bei Passiflora, Pisum, Lathyrus, Cobaea scandens, Bignonia, Eccremocarpus, Vitis, Cardiospermum halicacabum fadenförmige Organe, also typische Ranken, als Greiforgane functioniren. Diese Fadenranken werden bekanntlich durch den Contactreiz veranlasst, die Stütze zu umschlingen und fest zu erfassen (Fig. 40). Auf diese Weise werden die neugebildeten Sprosstheile immer wieder durch die von ihnen producirten Ranken befestigt, die also Greiforgane sind, welche nach verschiedenen Richtungen ausstrahlen und fassen. Durch das korkzieherartige Aufrollen des zwischen Pflanze und Stütze befindlichen Theiles der Ranke (Fig. 40*c*) wird dann ein Zug auf die Pflanze ausgeübt, welcher den Spross näher an die Stütze zu ziehen sucht, und der durch das antagonistische Zusammen-

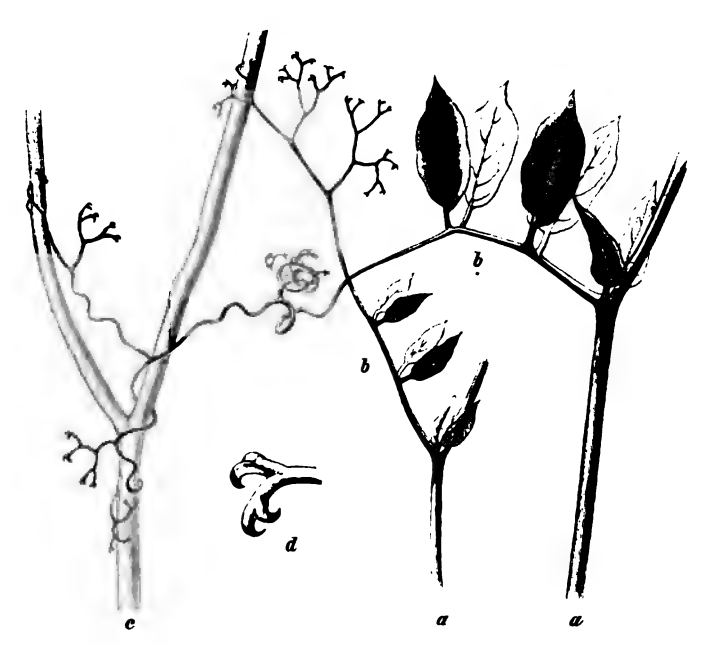


Fig. 41. Cobaea scandens. Die Zweigstücke *a* tragen je ein Blatt *b*, dessen Ende die verzweigte Ranke bildet, von der einige Strahlen die Stütze *c* erfassten. In *d* sind die krallenartigen Endigungen etwas vergrössert abgebildet.

wirken verschiedener Ranken eine tragfähigere Aufhängung der Pflanze herstellt. Zudem hat die Federwirkung der Spirale zur Folge, dass die Pflanze durch einen plötzlichen Windstoss nicht so leicht abgerissen wird. Es ändert nichts am Wesen der Sache, wenn die verzweigte Ranke von Pisum, Vicia, Cobaea u. s. w. mehrere Strahlen bildet, welche als Greiforgane functioniren, die z. B. bei der reich verzweigten Ranke von Cobaea scandens (Fig. 41) mit zahlreichen Krallen die Stütze umfassen.

Die zuletzt genannten Pflanzen sind zugleich Beispiele dafür, dass nur ein Theil des Blattes zu einer typischen Fadenranke ausgebildet ist. Wenn aber

wenn z. B. nur ein Theil des Blattes in eine Ranke umgebildet ist. In dieser Hinsicht folge ich also nicht den von Schenck (l. c.) angewandten Eintheilungsprincipien.

als Greiforgane Blatttheile functioniren, die noch nicht die Form einer typischen Fadenranke annahmen oder sogar den üblichen Blattcharakter bewahrten, so pflegt man von Blattkletterern zu reden. Zu diesen gehört unter andern Fu-



Fig. 42. Gloriosa superba. Zwei Blattspitzen haben einen Grashalm umschlungen.

Fig. 43. Solanum jasminoides (nach Darwin). Der Blattstiel *b* hat die Stütze *s* umschlungen.

maria officinalis var. Wirtgeni, bei der die blattartigen Fiederstrahlen des Laubblattes die sensiblen Greiforgane sind. Auch kann man zu den Blattkletterern die Blattspitzenkletterer Corydalis claviculata, Gloriosa superba (Fig. 42), Flagellaria indica, Littonia zählen, Pflanzen, bei welchen die greifende Blattspitze rankenähnlich ausgebildet ist, die also Bindeglieder zwischen den typischen Fadenrankern und den Blattkletterern vorstellen. Zu den letzteren gehören z. B. Solanum jasminoides (Fig. 43), Clematis vitalba, Atragene, Tropaeolum, Lophospermum scandens, die man im näheren Blattstielkletterer nennt, weil sie die Stütze mit dem reizbaren Blattstiel umschlingen, der zugleich der Träger der normal gestalteten Blattlamina ist.

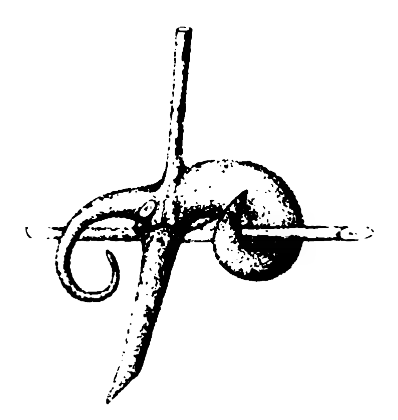


Fig 44. Uncaria ovalifolia. Natürl. Grösse (nach Treub). Der Haken *a*, der eine Stütze erfasste, hat sich ansehnlich verdickt.

In den Tropen giebt es auch eine Anzahl Pflanzen, bei denen normal beblätterte oder etwas besonders gestaltete Seitenzweige als reizbare Kletterorgane functioniren. Diese Zweigklimmer sind in Europa nur durch einige Antirrhinum-Arten vertreten, die aber wenig tüchtige Kletterpflanzen sind. Den Zweigklimmern schliesst sich auch Cuscuta an, deren Stengel gleichzeitig mit Windefähigkeit und Contactreizbarkeit ausgestattet ist. Die tropischen Länder besitzen ferner in Uncaria (Fig. 44), Olax, Artabotrys,

Strychnos u. s. w. Holzpflanzen (Hakenkletterer), welche mit hakenförmigen Organen (Dornen oder umgewandelten Inflorescenzstielen) versehen sind, die sich in Folge einer Berührung weiter einkrümmen und oft ansehnlich verdicken[1]. Diesen Hakenkletterern und zugleich den Fadenrankern schliessen sich die Uhrfederranker an, welche uhrfederartig eingerollte Ranken besitzen, die durch eine hineingerathene Stütze zu festem Umfassen dieser und zu weiterer Verdickung angeregt werden.

Eine schwache Contactreizbarkeit ist ausserdem bei verschiedenen Objecten vorhanden (II, § 93). Unter den Wurzeln sind z. B. die Luftwurzeln von Vanilla und einigen anderen Pflanzen so weit reizbar, dass sie als Wurzelranken functioniren können, die nach Ewart[2], allerdings erst im Laufe von 1—3 Wochen, eine volle Umschlingung fertig bringen. Gelegentlich wurden auch einige Erd- und Wasserwurzeln beobachtet, die eine Stütze umschlungen hatten, jedoch ist es, wie schon (II, p. 407) erwähnt wurde, für diese Fälle und ebenso für die Rhizoiden von Catharinea, sowie für gewisse Algenfäden fraglich, ob das Umschlingen mit oder ohne Contactreizung zu Stande kam. Jedoch sind offenbar bei Cystoclonium purpurascens[3], Hypnea musciformis, Nitophyllum uncinatum und einigen anderen Meeresalgen[4] bestimmte Auszweigungen befähigt, wie Ranken zu fassen. Diese Befähigung besitzen nach Zopf[5] ferner die ösenartig gekrümmten Hyphen von Arthobotrys oligospora und nach Boudier[6] und Ludwig[7] bestimmte Hyphen einiger anderen Pilze. Auch beobachtete Wortmann[8], dass bei Phycomyces nitens ein schwächlicher Sporangiumträger einen kräftigen Sporangiumträger umschlungen hatte.

Durch den Contactreiz und die mit dem Umschlingen verknüpfte Inanspruchnahme werden ausser der Krümmungsbewegung zumeist noch andere Veränderungen verursacht. So wird, wie wir noch (II, § 88) hören werden, das schraubige Einrollen des freien Rankentheils beschleunigt, und ausserdem veranlasst, dass die Tragfähigkeit der Ranke zunimmt. Diese Zunahme ist in einigen Fällen, so nach Ewart (l. c. p. 218, 222) bei Amphilobium Mutisii und Bauhinia tomentosa, mit einer merklichen Verdickung der Ranke verknüpft. Viel ansehnlicher verdicken sich aber in Folge des Fassens die schon erwähnten Reizhaken (Fig. 44, p. 415), sowie die Blattstiele der Blattstielkletterer, die an der Contactstelle zuweilen den doppelten Durchmesser gewinnen (vgl. Fig. 43, p. 415).

---

1) In Bezug auf die Hakenkletterer und Zweigklimmer vgl. ausser der p. 413 Anm. citirten Literatur: M. Treub, Annales d. Jardin. botan. d. Buitenzorg 1882, Bd. 3, p. 1; A. J. Ewart, ebenda 1898, Bd. 15, p. 187.

2) A. Ewart, Annales d. Jardin. botan. d. Buitenzorg 1898, Bd. 15, p. 233. Diese Wurzelranken kannten schon H. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 24; Ch. Darwin, l. c. p. 144. — Diese und andere Luftwurzeln dienen aber auch zur Befestigung, indem sie durch den negativen Heliotropismus etc. veranlasst werden, sich dem Baumstamm etc. anzuschmiegen, an dem sie durch Wurzelhaare etc. fixirt werden (vgl. II, p. 399). Ueber die in dampfgesättigter Luft entwickelten Wurzeln der Kartoffel siehe J. Sachs, Flora 1893, p. 8. — Ueber andere Wurzeln vgl. II, § 93.

3) N. Wille, Botan. Jahrbüch. f. Systemat. u. Pflanzengeographie 1886, Bd. 7, p. 21.

4) M. Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Botan. 1899, Bd. 34, p. 236.

5) W. Zopf, Nova Acta d. Leopoldin. Carolin. Akad. 1888, Bd. 52, p. 325.

6) F. Boudier, Bullet. d. l. Soc. botan. d. France 1894, p. 371.

7) F. Ludwig, Bot. Centralbl. 1899, Bd. 37, p. 359.

8) Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 806.

Durch den Reiz wird also in diesen Fällen ein ansehnliches Dickenwachsthum veranlasst, das in verschiedener Weise, z. Th. durch ein secundäres Dickenwachsthum des Holzkörpers, erzielt wird, der unter anderm in dem Blattstiel von Solanum jasminoides erst in Folge des Reizes zu einem ringförmigen Holzkörper ergänzt wird[1]).

Ferner wird durch den Contactreiz die Ausbildung der Haftscheiben veranlasst, mit deren Hilfe die Ranken verschiedener Arten von Ampelopsis (Fig. 45), von Bignonia capreolata, littoralis; Hanburya mexicana, Cissus paulliniaefolia u. s. w. an Steine, Holzflächen etc. befestigt werden[2]). Vermöge dieser Einrichtung können solche Ranken als Kletterorgane an Mauern, Baumstämmen, also an Stützen dienen, an welchen diejenigen Ranken nicht zu fassen vermögen, die auf die Umschlingung einer Stütze angewiesen sind (vgl. II, p. 399). Uebrigens besitzen die Ranken von Ampelopsis quinquefolia nebenbei auch die Fähigkeit eine Stütze zu umfassen.



Fig. 45. Ampelopsis quinquefolia. Die Ranke *a* ist durch Haftballen an einer Steinfläche befestigt und hat sich korkzieherartig eingerollt.

Diese Haftballen entstehen durch eine Wucherung der Epidermiszellen sowie des angrenzenden Parenchyms und bewirken durch das Eindringen in die Unebenheiten der Stütze und durch ein klebriges Secret eine so solide Befestigung, dass in vielen Fällen auf Zug eher das Zerreissen als das Abreissen der Ranke erfolgt. Während aber bei Ampelopsis Veitchii, Cissus paulliniaefolia u. a. an der Spitze der Rankenäste eine Anschwellung vorhanden ist, die durch den Contactreiz zur Fortbildung angeregt wird, fehlt eine solche Anlage bei Ampelopsis quinquefolia und einigen anderen Arten. Bei diesen Pflanzen können die Haftballen an verschiedenen Stellen entstehen, werden aber bei Ampelopsis quinquefolia gewöhnlich an der convexen Seite der Rankenspitze gebildet, die sich der Mauer anzulegen pflegt. Unter günstigen Bedingungen ist dann nach zwei Tagen der in Bildung begriffene Haftballen zu erkennen. Uebrigens tritt auch bei den meisten Cucurbitaceen an der Contactstelle der Ranke eine gewisse Wucherung der Epidermis- und der Rindenzellen ein, der sich bei Sicyos angulatus und einigen andern Cucurbitaceen die Befestigung durch ein klebriges Secret beigesellt[3]).

---

1) Näheres über die Blattstielkletterer bei M. v. Derschau, Einfluss von Contact u. Zug auf rankende Blattstiele, Leipziger Dissertat. 1893. Ueber die Reizhaken u. s. w. vgl. die p. 416 Anm. 1 citirten Arbeiten.

2) Lit. H. Mohl, Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 70; Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 112; Pfeffer, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 95; A. v. Lengerken, Bot. Zeitg. 1885, p. 408; H. Schenck, Beitr. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, I, p. 240. — Ueber die Erzeugung anderweitiger Haftorgane durch Contactreiz vgl. diesen Band, p. 150.

3) O. Müller, Cohn's Beiträg. z. Biolog. 1887, Bd. 4, p. 107, 123 etc.; Schenck, l. c. p. 200.

Interessante Verhältnisse finden sich bei Cuscuta europaea, epilinum u. s. w., sowie bei Cassytha, deren physiologisch radiärer Stengel wie eine typische Windepflanze (II, § 84, 85) schlingt und ausserdem durch die Berührung mit einem festen Körper zum Einkrümmen wie eine Ranke, sowie fernerhin auf der Contactseite zur Production von Haustorien veranlasst wird[1]). Nachdem durch das Zusammenwirken dieser Factoren einige eng angeschmiegte Windungen mit Haustorien entstanden sind, erlischt in dem acropetal anschliessenden Stengel für einige Zeit die Contactreizbarkeit, und es werden nun allein durch die Circumnutationsthätigkeit einige Windungen erzeugt, die steiler ausfallen, öfters der Stütze nur locker anliegen und keine Haustorien bilden (Fig. 46). Wird aber dafür gesorgt, dass der Stengel von Cuscuta keine Stütze findet, so bleibt der Neuzuwachs dauernd für Berührung empfindlich, woraus also folgt, dass die Inanspruchnahme durch den Contactreiz die periodische Sistirung der Sensibilität veranlasst.



Fig. 46. Cuscuta epilinum auf Impatiens parviflora. Bei *a* sind flache Windungen mit Haustorien, bei *b* steile Windungen ohne Haustorien gebildet.

Ausserdem ist die einseitige Einwirkung der Schwerkraft nöthig, um Cuscuta in den reizempfänglichen Zustand zu versetzen. Denn am Klinostaten verschwindet nach einiger Zeit nicht nur die Circumnutation, sondern auch die Contactreizbarkeit, die sich z. B. bei Cuscuta europaea erst nach 24 Stunden wieder einstellte, als die Pflanze nach einem dreitägigen Aufenthalt am Klinostaten unter normale Verhältnisse zurückversetzt wurde (Peirce, l. c. p. 86, 116; vgl. dieses Buch II, p. 393).

Ob auch bei gewissen anderen Pflanzen erst durch die einseitige Schwerkraftwirkung der Zustand geschaffen wird, in dem sie auf Contactreize reagiren, ist noch nicht näher untersucht. Nach den beiläufigen Erfahrungen scheinen die typischen Ranken[2]), sowie Phycomyces am Klinostaten reizbar zu bleiben. Ob dieses auch für den schwach reizbaren Stengel

---

1) Die Thatsache wurde zuerst erkannt von Mohl (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 131). Nach weiteren Studien von L. Koch (Hanstein's Botan. Abhandlg. 1874. Bd. 2, p. 121; Die Kleeseide 1880) wurde dann von G. Peirce (Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 53) die Sachlage in dem im Text behandelten Sinne sichergestellt.

2) Näher zu prüfen ist noch die Angabe von Ch. Darwin (l. c. p. 100), dass die Ranke von Echinocystis lobata unter Umständen, nämlich dann, wenn Gefahr ist, dass sie an den eigenen Spross anschlägt, steif und unempfindlich wird.

von Lophospermum scandens[1]) zutrifft, ist unbekannt. Uebrigens werden wir fernerhin andere Beispiele dafür kennen lernen, dass die Sensibilität und Reactionsfähigkeit der Pflanze durch den geotropistischen Inductionszustand modificirt wird (II, § 102).

Die Sensibilität und die Reactionsfähigkeit sind stets von den jeweiligen Bedingungen abhängig und werden demgemäss vielfach in auffälliger Weise durch die Inanspruchnahme des Organismus modificirt. Ein sehr anschauliches Beispiel hierfür und zugleich für eine selbstthätige periodische Aenderung der Sensibilität bietet das intermittirende Verschwinden und Wiederkehren der Contactreizbarkeit bei Cuscuta. Dieses Verhalten dürfte unserer Pflanze dadurch einigen Nutzen gewähren, dass der nutirende Spross sich während des Fehlens der Contactreizbarkeit weiter von der Stütze entfernt, somit gelegentlich den benachbarten Stengel einer Nährpflanze erfasst und auf diesen übergeht. Entfernt sich aber der fortwachsende Spross der Cuscuta von der Stütze, so wird durch den dauernden Verbleib der Reizbarkeit das Ergreifen einer sich darbietenden Stütze erheblich begünstigt.

Da Cuscuta in der Regel durch die Circumnutation an die Stütze geführt wird, so ist schon desshalb begreiflich, dass der Spross dieser Pflanze in der Circumnutationsrichtung windet[2]). Zudem ist die Contactreizbarkeit des Stengels zwar leicht nachzuweisen und ausreichend, um sich bei der Ausbildung der Windungen sehr bemerklich zu machen, jedoch ist noch nicht erwiesen, dass die Contactreizbarkeit des Stengels von Cuscuta genügt, um ein sicheres Umschlingen der Stütze zu bewirken. Dagegen beweist das normale Schlingen der Cuscuta, sowie das Umwinden eines Gelatinestabes, der nicht als Contactreiz wirkt (II, § 87), dass schon allein durch die rotirende Bewegung des Sprossgipfels ein ziemlich gutes Umschlingen der Stütze vollbracht wird. Die Abhebung und Aufrichtung der Sprossspitze während der unempfindlichen Phase macht es begreiflich, dass Cuscuta, analog wie eine typische Schlingpflanze (II, p. 409), zumeist nicht weiter windet, wenn die Stütze in eine horizontale Lage gebracht wird[3]).

Erwähnt sei noch, dass ein jeder fester Körper am Stengel von Cuscuta ebensowohl die Reizkrümmung, als auch die Anlage der Haustorien veranlasst, die aber zur vollständigen Ausbildung nur kommen, wenn sie in eine Nährpflanze eindringen. Die Abhängigkeit von der Contactreizung bringt es mit sich, dass die Haustorien, obgleich der Stengel allseitig reizbar ist, nur da entstehen, wo der Spross von Cuscuta mit der Stütze in Berührung kommt.

Heliotropismus u. s. w. In dem Vorstehenden sind zugleich verschiedene Klettercombinationen erwähnt, auf die bereits (II, p. 398) allgemein hingewiesen wurde. Ebenso wurden schon früher (II, p. 399), unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Ranken, die Mittel erörtert, die zur Erreichung der Stütze angewandt werden[4]). Hierzu gehört auch der negative Heliotropismus, der bei den Ranken einzelner Pflanzen eine Bewegung nach der Stütze hin veranlasst (vgl. II, § 112). Ein solches Reactionsvermögen findet sich bei den Ranken von

1) Ueber die Reizbarkeit des Stengels dieses Blattkletterers, der übrigens in der Regel nicht windet, vgl. Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 55.

2) Peirce (l. c.) fand keine gegenläufigen Windungen, die aber nach L. Koch (l. c. 1874, p. 124) vereinzelt vorkommen.

3) Peirce, l. c. p. 115. Nach L. Koch (l. c. p. 124) soll Cuscuta auch um eine horizontale Stütze winden können.

4) Vgl. Schenck, l. c. p. 150 ff., und die hier citirte Literatur.

Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia[1]), Bignonia capreolata und Eccremocarpus scaber[2]), sowie bei den Wurzelranken von Vanilla planifolia[3]). Bei Smilax aspera[4]) wird ein schwacher, negativer Heliotropismus dadurch bemerklich, dass sich die circumnutirende Ranke nach dem Lichte hin etwas schneller bewegt. Dagegen wird durch die geringe Beschleunigung der nach dem Lichte hin gewandten Circumnutationsbewegung ein schwacher positiver Heliotropismus der Ranken von Passiflora[5]) angezeigt, während Ch. Darwin[6]) an den Ranken von Pisum sativum eine heliotropische Empfindlichkeit nicht zu erkennen vermochte. Die Ranken sind also, ebenso wie die circumnutirenden Sprosse der Schlingpflanzen (II, p. 412), zumeist nur in einem geringen Grade heliotropisch empfindlich. Das gilt auch für Cuscuta, bei welcher der Sprossgipfel der windenden Pflanze kaum heliotropisch reagirt, während er sich bei einer Pflanze, die einige Zeit auf dem Klinostaten verweilte, merklich positiv heliotropisch erweist[7]).

Die Beeinflussung der Ranken durch die Aussenbedingungen ergiebt sich ausserdem im allgemeinen aus dem, was über die Bedeutung der äusseren Factoren für Wachsthum und Bewegungen bereits gesagt ist oder noch zu sagen ist (II, Kap. VI; § 84; § 105, 121, 122). Hier sei nur noch erwähnt, dass z. B. bei Bryonia[8]) die im Dunkeln entwickelten Ranken reizbar sind, und dass die Lichtentziehung auf die Ausbildung der Haustorien von Cuscuta[9]) keinen wesentlichen Einfluss hat.

§ 87. Näheres über den Reizvorgang bei den Rankenpflanzen.

Trifft eine sensible Ranke auf einen Stab, so wird durch den Contactreiz eine relative Beschleunigung des Wachsthums der nicht berührten Flanke und dadurch das Umschlingen der Stütze veranlasst (II, § 88). Da aber einerseits die Sensibilität sich erst in einem gewissen Entwickelungsstadium einstellt, andererseits die Actionsfähigkeit mit dem Erlöschen der Wachsthumsthätigkeit endlich schwindet, so wird durch eine bestimmte Intensität des Reizes in einer bestimmten Lebensphase der Ranke (bezw. eines jeden sensiblen Stückes der Ranke) der maximale Reactionserfolg hervorgerufen. In den Fadenranken tritt die Contactsensibilität in der Regel erst nach der vollen Entfaltung (vgl.

---

1) Knight, Philosoph. Transact. 1812, p. 314; H. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 76; Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 106; J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, Th. 2, p. 38.

2) Ch. Darwin, l. c. p. 75, 81, 134. — Die Beobachtung von O. Beccari (Bot. Jahrb. 1884, I, p. 27), dass sich die Ranken von Cissus nicht an ein Glimmerplättchen anlegen, beruht vielleicht auf der negativ heliotropischen Wirkung des reflektirten Lichtes.

3) A. Ewart, Annales du jardin. botan. d. Buitenzorg 1898, Bd. 15, p. 237.

4) Ch. Darwin, l. c. p. 92, 134.

5) Ch. Darwin, l. c. p. 134.

6) Ch. Darwin, l. c. p. 88. Nach Wiesner (l. c. p. 38) sind die Ranken von Pisum bei schwachem Licht positiv, bei starkem negativ heliotropisch. — Ziemlich stark positiv heliotropisch sind nach M. v. Derschau (Einfluss von Contact und Zug auf rankende Blattstiele 1893, p. 12) die Blattstiele von Lophospermum scandens.

7) Peirce, l. c. p. 87, 116.

8) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 12.

9) Peirce, l. c. p. 88.

p. 413, Fig. 40 a, b), theilweise mit, theilweise nach dem Beginn der Circumnutation ein und scheint dann oft bis zu dem Erlöschen des Wachsthums, also länger anzuhalten als die circumnutirende Bewegung [1]).

Es sind aber nicht alle Theile einer Ranke in gleichem Maasse zur Ausbildung der Reizbarkeit befähigt. So ist bei vielen Fadenranken der basale Theil, der nicht zum Fassen bestimmt ist, wenig oder gar nicht empfindlich. Ferner ist bei den meisten Fadenranken nur eine Flanke reizbar, doch besitzen z. B. die Ranken von Cobaea scandens, Cissus discolor, Smilax aspera, Actinostemma paniculatum allseitige Reizbarkeit [2]). Diese können also mit einer jeden Flanke eine Stütze umschlingen, während eine physiologisch dorsiventrale Ranke nicht gereizt wird und sich von dem Stabe hinweg bewegt, wenn dieser an die unempfindliche Flanke angelegt wird. In der reizbaren Hälfte dieser dorsiventralen Ranken scheint die Empfindlichkeit zumeist von der Mitte gegen die Seitenflanken abzunehmen, die aber genügend sensibel sind, um in Folge der Berührung das Umschlingen der Stütze einzuleiten, bei welchem in der Regel die reizbare Flanke gegen den Stab gerichtet wird. Uebrigens dürften auch viele der allseitig empfindlichen Ranken nicht vollkommen physiologisch radiär sein, und zudem giebt es Uebergänge zwischen den anisotropen und isotropen Ranken. Denn Mohl (l. c. p. 65) fand bei Pisum sativum ausnahmsweise Ranken, die nicht, wie üblich, einseitig, sondern allseitig empfindlich waren, ferner sind bei Bignonia venusta [3]) die Rankenäste allseitig, der Rankenträger aber allseitig empfindlich.

Analoge Verschiedenheiten finden sich auch bei den übrigen Kletterpflanzen. Bei Flagellaria indica ist z. B. die Oberseite, bei den übrigen (p. 415) genannten Blattspitzenklimmern aber die Unterseite sensibel [4]). Die Blattstiele der Blattstielkletterer sind nach Darwin (l. c.) in der Regel allseitig, jedoch nach von Derschau (l. c. p. 13) auf den verschiedenen Flanken in einem ungleichen Grade

---

1) Thatsachen bei Ch. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 83, 134; J. Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 53; H. Schenck, Beit. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, I, p. 141, 154; H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, 554. Analoge Verhältnisse bieten die Blattranken, Reizhaken u. s. w. Vgl. Schenck, l. c., ferner M. v. Derschau, Einfluss von Contact und Zug auf rankende Blattstiele 1893, p. 12; A. Ewart, Annal. d. jardin bot. d. Buitenzog 1898, Bd. 15, p. 188. Ueber die Wachsthumsvertheilung in den sich entwickelnden Ranken vgl. auch D. T. Macdougal, Annals of Bot. 1896, Bd. 10, p. 379; H. Fitting, l. c. p. 547. — H. Mohl (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 65) nahm irrigerweise an, die Reizbarkeit trete erst nach Vollendung des Längenwachsthums ein. In manchen Ranken ist noch eine Reizbewegung (also ein Wiedererwecken der Wachsthumsthätigkeit) möglich, nachdem an der freien Ranke das Längenwachsthum aufgehört hat. Vgl. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. l. c. p. 554.

2) Vgl. Ch. Darwin, l. c. p. 132; Schenck, l. c. p. 141; v. Derschau, l. c. p. 13; Fitting, l. c. p. 551. — Wir urtheilen hier sachgemäss nur nach dem Reactionserfolg, der bei Berührung je einer Flanke beobachtet wird. Factisch ist aber auch diejenige Flanke dorsiventraler Ranken, bei deren Berührung keine Krümmungsreaction ausgelöst wird, in besonderer Weise sensibel. Denn durch die Berührung dieser Flanke wird, wie aus § 88 zu ersehen ist, bewirkt, dass die Auslösung einer Reizreaction bei Berührung der opponirten Flanke unterbleibt.

3) Schenck, l. c. p. 189. Vgl. auch Fitting, l. c.

4) Schenck, l. c. p. 179. — Allseitig reizbar sind die rankenden Blätter von Adlumia cirrhosa. Vgl. Pfeffer, Unters. d. botan. Instituts zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 483.

reizbar. Bei den Reizhaken ist gewöhnlich nur die Unterseite[1]), bei Ampelopsis Veitchii ist nur eine bestimmte Stelle an der Spitze der Rankenäste reizbar (II, p. 417), während der Stengel von Cuscuta physiologisch radiär ist (II, p. 418). In den meisten Fällen sind die anisotropen Ranken u. s. w. auch morphologisch und anatomisch dorsiventral. Indess müssen anatomische und physiologische Dorsiventralität nicht nothwendig Hand in Hand gehen, und thatsächlich sind z. B. verschiedene der anatomisch dorsiventralen Blattstiele allseitig reizbar. Der anatomische Bau[2]), auf den wir hier nicht eingehen, lässt ja ohnehin nicht erkennen, ob ein bestimmtes Gewebe durch Berührung gereizt oder nicht gereizt wird.

Bei allen diesen Rankenkletterern werden die Greiforgane durch die Berührung und Reibung mit jedem beliebigen festen Körper gereizt. Dagegen werden die Berührung mit einer Flüssigkeit oder mit Luft, auch der Stoss eines Wasser- oder Quecksilberstrahles, sowie die kräftigsten Zerrungen durch den Wind nicht als Reiz empfunden, während bei Mimosa, überhaupt bei den mit Stoss- oder Erschütterungsreizbarkeit ausgestatteten Pflanzen, eine jede beliebige Erschütterung bei genügender Intensität auslösend wirkt. Diese Unterschiede beruhen auf einem verschiedenen und besonderen Empfindungsvermögen, auf das wir erst weiterhin (II, § 89, 93) näher zu sprechen kommen[3]). Hier sei nur erwähnt, dass die Reizung der Ranken (denen wir Contact- oder Kitzelreizbarkeit = Thigmotropismus oder Haptotropismus [vgl. II, p. 155] zuschreiben), analog wie die Erweckung des Kitzelgefühls bei dem Menschen nur erfolgt, wenn durch den äusseren Angriff mit genügender Schnelligkeit an unmittelbar benachbarten Stellen Druckdifferenzen und Druckschwankungen erzeugt werden. Desshalb übt die sich anschmiegende Leimgallerte keinen Reiz aus, und ein Glasstab, der mit einer Schicht von 10 % Gelatine überzogen ist, wirkt (so lange die Gelatine nass ist und nicht adhärirt) bei kräftigem Reiben weder kitzelnd auf unsere Haut, noch reizauslösend auf die sensibelste Ranke. Mit solchen Gelatinestäben lassen sich demgemäss die Ranken beliebig fassen und biegen, ohne dass eine Reizung erfolgt, und diese ist ebenso vermieden, wenn man die Ranken in Glasschalen legt, die mit einer Gelatineschicht überzogen sind. Das specifische Empfindungsvermögen der Ranke macht es auch begreiflich, dass die Ranke zwar durch die Berührung mit einem jeden festen Körper, durch die Reibung mit einem etwas rauhen Gegenstand aber stärker

---

1) Ewart, l. c. p. 212, 242.

2) Ueber anatom. Verhältnisse vgl. G. Worgitzky, Flora 1887, p. 2; M. Leclerc du Sablon, Annal. d. scienc. naturell. 1887, VII. sér., Bd. 5, p. 5; O. Müller, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1887, Bd. 4, p. 97; M. v. Derschau, Einfluss von Contact u. Zug auf rankende Blattstiele 1893; A. Borzi, Rendiconti Academia dei Lincei 1901, V. ser., Bd. 10, p. 395; A. Ewart, Annal. d. jardin botan. d. Buitenzorg 1898, Bd. 15, p. 187; H. Schenck, Beitr. z. Biolog. u. Anatom. d. Lianen 1892, I, p. 146. D. T. Macdougal. Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 394, u. die an diesen Stellen citirte Lit. — Dass die anatomischen Verhältnisse keineswegs die Reizbarkeit und die Vertheilung der Reizbarkeit erkennen lassen, ist besonders von Fitting (l. c. p. 600) gezeigt worden.

3) Näheres bei Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 483. An diesen Stellen sind auch die Objecte genannt, für die Contactreizbarkeit festgestellt wurde. Weiterhin wurde diese Art des Empfindungsvermögens nachgewiesen von Peirce (l. c. p. 66) für Cuscuta und von Ewart (l. c. p. 196, 203) für Reizhaken.

als durch einen sehr glatten Körper gereizt wird. Desshalb üben zwei Ranken, die eine sehr glatte Oberfläche besitzen, nur einen mässigen Contactreiz aufeinander aus, und da zudem die zusammenstossenden Ranken durch die Eigenbewegung ziemlich bald wieder auseinandergezogen werden, so findet man bei den meisten Pflanzenarten nur dann und wann zwei Ranken, die sich fest umschlungen haben [1]). Für die Pflanze ist aber dieses eigenthümliche Empfindungsvermögen sehr wichtig, weil durch dasselbe vermieden ist, dass Regen und Wind eine unnütze Reizbewegung auslösen.

Den verschiedenen Objecten kommt natürlich eine sehr ungleiche Sensibilität zu, die z. B. bei den Fadenranken von Sicyos angulatus, Cyclanthera pedata, Passiflora gracilis besonders hoch ausgebildet ist. So wird die Ranke von Sicyos angulatus noch merklich durch die sanfte Reibung gereizt, die ein Baumwollenfädchen von 0,00025 mgr Gewicht ausübt, das als Reiter der Ranke aufgesetzt ist [2]). Das Empfindungsvermögen dieser Ranke übertrifft also das unserer Haut, die an empfindlichen Stellen die sanften Bewegungen eines solchen Fädchens nicht mehr als Reiz empfindet [3]). Eine Garnschleife von 1—10 mgr Gewicht ruft aber auch bei den weniger empfindlichen Ranken, sowie bei vielen reizbaren Blattstielen eine merkliche Reizung hervor, die bei den Ranken von Vitis indess erst durch einen stärkeren Reiz und bei den von Ewart (l. c. p. 193) untersuchten Reizhaken erst bei einer Belastung mit 100 mgr merklich wird. Bei den unempfindlicheren Objecten wird die Krümmung, sogar bei kräftiger Reizung, zuweilen erst nach einer oder nach einigen Stunden bemerklich, während an den sensibelsten Ranken schon nach 5—20 Sec. der Beginn der Reaction zu erkennen ist [4]).

Im allgemeinen ist zur Erzielung einer merklichen Reaction eine gewisse zeitliche Dauer des Contactes (der Reibung) nothwendig, die bei sehr sensiblen Ranken soweit verkürzt sein kann, dass schon eine einmalige kräftige Berührung eine schwache Krümmung auslöst. Diese, sowie auch eine etwas stärkere Einkrümmung, wird aber durch die Gegenwirkung des Orthotropismus wiederum ausgeglichen, wenn der Contactreiz nicht fortwirkt [5]). Dabei bleibt die Ranke fortwährend gegen einen neuen Reiz empfindlich, und Ch. Darwin konnte eine Ranke von Passiflora gracilis im Laufe von 54 Stunden 21 Mal bis zur hakenförmigen Einkrümmung reizen und sich jedesmal wieder gerade strecken lassen.

Bei Anwendung einer schwachen, continuirlichen Reizung ist gut zu verfolgen, dass (analog wie bei vielen Reizvorgängen, II, p. 366) die Einkrümmung

---

1) Pfeffer 1885, l. c. p. 495.

2) Näheres bei Pfeffer, l. c. p. 506; Darwin, l. c. p. 110, 131, 105 u. s. w.

3) Die Sensibilitäten sind aus verschiedenen Gründen und schon desshalb nicht exact vergleichbar, weil die Erregung von der Grösse der Druckfläche, der Schnelligkeit des Aufschlages u. s. w. abhängt. Vgl. z. B. M. v. Frey u. F. Kiesow, Zeitschr. f. Psychologie u. Physiologie der Sinnesorgane 1899, Bd. 20, p. 153. — Nach Kemmler Hermann's Handbuch d. Physiologie 1888, Bd. III, Kap. 2, p. 325) wird an empfindlichen Hautstellen erst durch den sanften Aufschlag von 0,002 mg eine Tastempfindung hervorgerufen.

4) Ch. Darwin, l. c. p. 131 u. s. w.; Pfeffer, l. c. p. 486; O. Müller, l. c. p. 109.

5) Ch. Darwin, l. c. p. 119, 131; H. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 306; Fitting (l. c. p. 611). Diese Ausgleichung wurde schon beobachtet von Gray, Edinburgh New Philosoph. Journ. 1859, Bd. 10, p. 307.

der Ranke über die Gleichgewichtslage hinausgeht, die fernerhin als Resultante aus der continuirlichen Reizwirkung und dem Orthotropismus eingenommen wird [1]. Kann man auf Grund dieser Thatsache von einer Accommodation der Ranke an den Reiz reden, so ist doch damit unentschieden gelassen, ob der Erfolg durch das allmähliche Erwachen der Gegenreactionen oder durch die Abstumpfung der Sensibilität oder, was am wahrscheinlichsten ist, durch die Combination einiger Factoren erzielt wird. Eine bestimmte Entscheidung ist auch nicht aus der Erfahrung zu entnehmen, dass speciell bei Cuscuta die Inanspruchnahme durch den Contactreiz ein periodisches Erlöschen der Reizbarkeit zur Folge hat (II, p. 418).

Es bedarf also einer gewissen Ueberschreitung der Reizschwelle, um zu bewirken, dass eine Ranke die Stütze völlig umschlingt und so lange umfasst hält, bis die Windungen ausgewachsen und somit fixirt sind. Zur Herbeiführung dieses Erfolges genügt in der Regel der von der Stütze ausgehende Reiz, und zwar bilden die sensiblen und nicht zu dicken Ranken auch um einen dünnen Faden eng anliegende Windungen. Dagegen pflegt z. B. die minder sensible und dickere Ranke von Vitis [2] nur eine lockere Schleife um eine Stütze zu bilden, deren Durchmesser unter 2—3 mm bleibt, und manche Reizhaken vermögen sich nach Ewart (l. c. p. 214) nicht mehr fest einer Stütze anzuschmiegen, deren Durchmesser weniger als 7 mm beträgt. Mit diesen Eigenschaften steht im Zusammenhang, dass sich eine minder reizbare und weniger einkrümmungsfähige Ranke der Seitenfläche einer flach gedrückten Stütze nicht anlegt, während sich gut reizbare, dünne Ranken selbst einem Blechstreifen allseitig anschmiegen [3].

Sobald eine Ranke ihre Windungen noch weiter zu verengern strebt, übt sie auf die Stütze einen Druck aus, der das Zusammenpressen eines umschlungenen Blattes bewirkt [4], und den man auch durch die Verengerung nachweisen kann, den ein einseitig aufgeschnittener Papiercylinder durch die umfassende Ranke erfährt [5]. Dieses Streben nach Verengerung hat ferner zur Folge, dass sich nach der Herausnahme der Stütze der Durchmesser der Windungen verringert. So fand z. B. de Vries (l. c. p. 308), dass eine Kürbisranke, die einen 6 mm dicken Stab in $5^1/_2$ Windungen umschlungen hatte, nach dem Entfernen des Stabes 8 engere Windungen bildete.

Berührt man eine Ranke an einem Punkte, so tritt zwar an diesem die stärkste Einkrümmung ein, jedoch wird der Krümmungsreiz nach beiden Seiten merklich fortgepflanzt und zwar bei den sensibelsten Ranken auf eine Entfernung von 5—10 mm [6]. Indem durch diese Krümmungsbewegungen fortwährend

---

1) Pfeffer, l. c. p. 507; Ch. Darwin l. c. p. 132.

2) Sachs, Lehrb. d. Bot. IV. Aufl., p. 872; de Vries, l. c. p. 307.

3) H. Mohl, Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 82.

4) H. Mohl, l. c. p. 63. — Ueber Schlingpflanzen vgl. II, p. 409.

5) H. de Vries, l. c. p. 307. — Vgl. auch Macdougal, Ber. d. bot. Gesellsch. 1896, p. 153.

6) H. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 304; Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I. p. 509; Fitting, l. c. — Ueber Blattstielkletterer vgl. M. v. Derschau, Einfluss von Contact u. Zug auf rankende Blattstiele 1893, p. 13.

die acropetal anschliessenden Rankentheile mit der Stütze in Berührung gebracht werden, wird erzielt, dass sich der ganze Spitzentheil der Ranke um die Stütze windet. Dasselbe Bestreben macht sich aber auch basipetal geltend, jedoch wird das Aufwinden in dieser Richtung durch den mechanischen Zug verhindert, dem der zwischen der Stütze und der Pflanze ausgespannte Rankentheil ausgesetzt ist. In der That bilden sich einige Windungen in basipetaler Richtung, wenn man, wie es de Vries (l. c. p. 304) that, die Ranke um eine leichte, festgehaltene Papierhülse schlingen lässt, die dann, nachdem sie freigemacht ist, durch die basipetal entstehenden Windungen näher an den Pflanzenspross herangezogen wird.

Weil das Umschlingen durch die Contactreizung verursacht wird, vermögen die Ranken ebensowohl eine horizontale, als auch eine verticale Stütze zu umfassen. Ebenso sind die Ranken im Stande aufwärts und abwärts, sowie rechts und links zu winden, und demgemäss können zwei Ranken derselben Pflanze eine verschiedene Windungsrichtung einhalten[1]. Gewöhnlich besitzen die Windungen eine geringe Neigung, doch kommen sie der Regel nach dicht nebeneinander, aber nicht übereinander zu liegen. Es ist übrigens einleuchtend, dass eine Ranke um eine zu dicke Stütze nicht windet[2]. Denn wenn der gereizte Rankentheil die Stange nicht genügend zu umfassen vermag, so wird die nach weiterer Einkrümmung strebende Ranke von der Stütze abgleiten und sich vor dieser zu einer Spirale einrollen.

Durch den Contact, bezw. durch das Erfassen der Stütze werden zum Theil auch anderweitige Reizungen ausgelöst, die sich durch die Beschleunigung der Einrollung (II, p. 426), durch eine Verstärkung der Organe (II, p. 416) oder durch eine besondere Productionsthätigkeit (II, p. 417) bemerklich machen. In diesen und anderen Fällen wird immer im näheren zu entscheiden sein, ob der Erfolg (direct oder indirect) durch die Contactreizung oder durch die mechanische Inanspruchnahme der an der Stütze fixirten Ranke verursacht wird. Factisch ist dieses nicht so leicht zu entscheiden, da durch die mechanische Inanspruchnahme der Druck an der Contactstelle und somit die von der Contactreizung abhängigen Vorgänge gesteigert werden, und da ferner der Erfolg aus der Combination von Contactreiz und Zugreiz[3] resultiren kann.

---

1) Vgl. auch de Vries, l. c. p. 307.
2) H. Mohl, l. c. p. 80, 142.

3) Die Behauptung Hegler's, dass, wie in diesem Bd. II, p. 148 mitgetheilt wurde, durch den Zugreiz eine sehr ansehnliche Erhöhung der Tragfähigkeit veranlasst werde, ist nicht zutreffend. Denn Ball (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 305) vermochte in Experimenten, die unter denselben Bedingungen und z. Th. mit denselben Pflanzen angestellt wurden, wie die Versuche Hegler's, in keinem Falle eine ansehnliche Steigerung der Zugfestigkeit zu erzielen. In einer Anmerkung zur Arbeit Ball's habe ich bereits meinem Bedauern Ausdruck gegeben, dass ich leider durch die mir vorgelegten und vordemonstrirten Angaben Hegler's getäuscht und in einer vorläufigen Mittheilung zur Publikation einer falschen Behauptung veranlasst wurde. — Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass bestimmte Pflanzen positiv reagiren,

Die II, p. 414 besprochene Einrollung der Ranken tritt thatsächlich auch bei den freibleibenden Ranken ein, wird indess durch das Erfassen einer Stütze in einem specifisch verschiedenen Grade beschleunigt. Diese Beschleunigung geht z. B. nach Darwin (l. c. p. 124) bei den Ranken von Passiflora quadrangularis so weit, dass eine fassende Ranke sich in 2 Tagen ungefähr so weit einrollt, als eine freie Ranke in 12 Tagen. Uebrigens tritt bei den Ranken von Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia (Fig. 45, p. 417) und von verschiedenen Cissus-Arten die Einrollung nur dann ein, wenn eine Stütze gefasst wird[1]).

Da das Einrollen der freien Ranken sich erst einstellt, wenn das Längenwachsthum auf ein Minimum zurückgegangen ist[2]), so dürfte die Beschleunigung der Einrollung durch den dauernden Contactreiz wohl damit zusammenhängen, dass dieser schliesslich eine sehr starke Hemmung des Wachsthums hervorruft[3]), also frühzeitig die Entwickelungsperiode herbeiführt, in der da Einrollen eintritt. Vermuthlich wird dieser Erfolg in erster Linie durch die Contactreizung, d.h. durch die von dieser ausgehenden correlativen Reizwirkungen veranlasst, also nicht durch die directe Reizwirkung des mechanischen Zuges, der zudem, wenigstens in der Regel, das Längenwachsthum wohl transitorisch hemmt, aber im ganzen befördert (II, p. 149). Als eine nothwendige Folge der bestehenden physikalischen Bedingungen ergiebt sich aber, dass die freie Ranke eine homodrome Spirale, das zwischen Stütze und Pflanze ausgespannte Rankenstück dagegen antidrome Windungen mit einem oder einigen Wendepunkten bildet (Fig. 40 b u. c, p. 413[4]). Denn dieses Resultat wird ebenso erzielt, wenn man einen Längsstreifen aus dem Blüthenschaft von Taraxacum[5]), der sich spiralig einzurollen strebt, an beiden Enden festhält, oder wenn man an einem an der Wand befestigten Tau durch die entsprechende Drehung des freien Endes Windungen erzeugt.

Ohne Frage werden durch den Contactreiz die Production der Haftballen und Haustorien (Ampelopsis, Cuscuta etc., II, p. 417), sowie die Verdickung der Reizhaken (II, p. 415) und der Fasspunkte der Blattstielkletterer (II, p. 415) veranlasst. Dass bei den letzteren auch eine Verstärkung des zwischen Fasspunkt und Stütze liegenden Theiles des Blattstiels durch den Contactreiz ausgelöst wird, geht aus den Versuchen von Derschau's[6]) hervor. Denn dieser beobachtete die fragliche Verstärkung auch dann, als dem Blattstiel als Stütze ein kleines Stück Schilfrohr geboten war, das nach dem Erfassen sofort losgelassen wurde, und das nunmehr in Folge seines geringen Gewichts nur einen so unbedeutenden Zug ausübte, dass dieser practisch nicht in Betracht kam. Allerdings fiel unter diesen Umständen die Verstärkung etwas geringer aus, als bei Blattstielen

---

jedoch wird erst durch nähere Untersuchungen zu entscheiden sein, ob etwa bei den Ranken die Erhöhung der Zugfestigkeit durch den Zugreiz oder durch andere Anstösse veranlasst wird.

1) Ch. Darwin, l. c. p. 125; v. Lengerken, Botan. Zeitung 1885, p. 360; Schenck, l. c. p. 145.

2) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 550. — Diese Einrollung ist mit einer nochmaligen, mässigen Beschleunigung des Wachsthums verknüpft.

3) H. Fitting, l. c. p. 608.

4) Schon richtig gedeutet von Mohl, l. c. p. 79 und Ch. Darwin, l. c. p. 127.

5) Noll, Flora 1899, p. 388.

6) M. v. Derschau, l. c. p. 30.

die eine feststehende Stütze erfasst hatten und somit durch mechanische Zugwirkung in erhöhtem Maasse in Anspruch genommen waren. Ob indess die Verstärkung durch die directe Reizwirkung dieses Zuges oder dadurch hervorgerufen wurde, dass durch die gesteigerte mechanische Inanspruchnahme[1]) die Contactreizung und die von dieser abhängigen Processe gesteigert wurden, ist noch nicht aufgeklärt.

Diese Fragen sind auch noch nicht in Bezug auf die II, p. 416 erwähnte Verdickung der Ranken von Amphilobium und Bauhinia, sowie in Bezug auf die Ranken von Cucurbita, Passiflora etc. entschieden, die dann, wenn sie als Kletterorgane functioniren, nach Worgitzky[2]) eine 2—12 mal höhere Tragfähigkeit erlangen, als diejenigen Ranken, die nicht fassten. Ferner ist auch noch nicht sicher gestellt, ob der Contactreiz oder die mechanische Inanspruchnahme durch Zug (bezw. beide) die Ursachen sind, dass bei manchen Pflanzen die Ranken (oder Rankenäste) verkümmern und absterben, wenn sie keine Stütze erfassten. Ein solches Verhalten wurde von Ch. Darwin[3]) an der Ranke von Ampelopsis quinquefolia und Bignonia Tweedyana, von O. Müller[4]) an der Ranke von Cyclanthera pedata, von Ewart[5]) an Dalbergia, von Leclerc du Sablon[6]) an der nicht fassenden Blattspitze von Flagellaria indica beobachtet. Uebrigens bringen es die Wechselwirkungen in dem selbstregulatorischen Getriebe vielfach mit sich, dass die Ausbildung und Fortbildung von Organen durch die Inanspruchnahme gefördert, durch den Mangel der normalen Inanspruchnahme aber benachtheiligt wird (II, p. 199, 203 etc.).

§ 88. Die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit der Ranken durch den Contactreiz und die Krümmungsmechanik.

Da die hier behandelten Reizerfolge durch die entsprechende Lenkung der Wachsthumsthätigkeit erzielt werden, so sind nur Organe und Organtheile reactionsfähig, die noch wachsthumfähig sind, oder deren Wachsthumsthätigkeit durch den Contactreiz von neuem angeregt wird. Es gilt dieses nicht nur für Krümmungsbewegungen der Ranken (II, p. 413), sondern auch für die Entstehung der Haftscheiben und Haustorien (II, p. 417), die ebenso wie die gereizten Partien der Blattstielkletterer (II, p. 415) Beispiele dafür sind, dass durch den Contactreiz

1) Diese kann durch Steigerung des Reizes fördernd oder bei höherer Druckwirkung mechanisch hemmend wirken. Vgl. Bd. II, p. 144, sowie M. v. Derschau. l. c. p. 33; Ewart, l. c. p. 139, 140.

2) G. Worgitzky, Flora 1887, p. 40. — Ueber die Verstärkung bei Hakenkletterern siehe A. Ewart, Annals of Botany 1898, Bd. 15, p. 194, 208. — Ueber die Zugwirkungen, denen Ranken ausgesetzt sind, vgl. auch Macdougal, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1896, p. 153.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 69, 113, 355; v. Lengerken, l. c. p. 360.

4) O. Müller, Cohn's Beitr. z. Biologie 1887, Bd. 4, p. 108.

5) Ewart, l. c. p. 228.

6) Leclerc du Sablon, Annal. d. scienc. naturell. 1887, VII. sér., Bd. 5, p. 28. — Bei Nepenthes soll durch das Fassen des rankenden Blatttheils die Ausbildung der Kanne begünstigt werden. Vgl. Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1891, II, p. 98. — Ueber den Einfluss des Fassens auf typische Windepflanzen siehe Bd. II, p. 404.

eine Productionsthätigkeit und eine Förderung des Wachsthums angeregt werden (vgl. II, § 37).

Auch bei der Reizkrümmung der Fadenranken wird nach Fitting[1]) das Wachsthum zwar nur vorübergehend (d. h. während der Reaction), aber sehr erheblich beschleunigt. Diese Steigerung ist besonders ansehnlich bei einer schnell verlaufenden Einkrümmung, bei der die Mittellinie nicht selten 20 bis 100 mal, die convex werdende Flanke also 40—200 mal schneller wächst, als während der vorausgegangenen und nachfolgenden, actionsfreien Zeit. Nach einer vorübergehenden Berührung beginnt dann etwas später in der concaven Unterseite, die sich während der Einkrümmung nicht oder sehr wenig verkürzte, eine zwar nicht so auffällige, aber doch immerhin sehr ansehnliche Wachsthumsbeschleunigung, durch welche die Ranke, deren Oberseite sich jetzt nicht verlängert, allmählich wiederum in die Ausgangslage zurückgeführt wird. Ein derartiges Resultat wurde von Fitting in allen Fällen, also sowohl mit allseitig und einseitig reizbaren, als auch mit schnell und langsam wachsenden und reagierenden Ranken erhalten[2]).

Zur besseren Veranschaulichung der mit der Krümmungsbewegung verknüpften Zuwachsverhältnisse der Oberseite und der Unterseite, aus denen sich das Wachs-

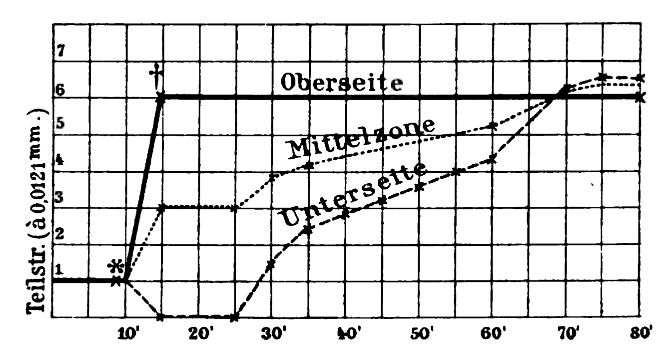


Fig. 47. Pilogyne suavis nach Fitting. Der Abstand der Marken betrug etwas mehr als 100 Theilstriche, doch wurden die auf 100 Theilstriche berechneten Zuwachswerthe zur Construction der Curve benutzt.

thum der Mittelzone und jeder anderen Zone ableiten lässt, sind in Fig. 47 die Resultate dargestellt, welche bei einer 100 mm langen Ranke von Pilogyne suavis

---

1) Auf den in meinem Institute ausgeführten Untersuchungen H. Fitting's, die inzwischen in den Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1902, p. 373 und ausführlich in den Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 545 publicirt wurden, basirt in der Hauptsache die obige Darstellung. In der ausführlichen Arbeit Fitting's (l. c. p. 545) ist auch mitgetheilt, dass schon zuvor Herr W. Ockel Studien über die Krümmungsmechanik der Ranken begonnen hatte, die leider durch einen frühzeitigen Tod Ockel's ihr Ende fanden.

2) J. Trzebinski (Bullet. d. l'Académ. d. Cracovie 1902, p. 123) beobachtete bei Berührung des jungen Sporangiums, sowie der Spitze des Sporangiumträgers von Phycomyces nitens sowohl Beschleunigung wie Hemmung des Wachsthums. Aus den Mittheilungen dieses Forschers ist aber nicht zu ersehen, ob etwa allseitige und einseitige Berührung verschieden wirken.

durch die mikrometrische Messung an Marken[1]) gewonnen wurden, die sich in der zu reizenden Zone, 20 mm von der Spitze entfernt, auf der Ober- und Unterseite befanden. An diesen Marken war vor der Reizung während 20 Min. (nur 10 Min. sind in der Figur aufgenommen) eine Vergrösserung des Abstands nicht zu bemerken. Infolge der Reizung, die in dem durch * bezeichneten Zeitpunkt durch eine vorübergehende Reibung der Versuchsstelle ausgeführt wurde, führte die Ranke im Laufe von 5 Min. eine Krümmung bis zu 5 mm Radius aus und erfuhr in dieser Zeit die aus der Fig. 47 ersichtliche, gewaltige Wachsthumsbeschleunigung der Oberseite. Die halbe Summe der jeweiligen beiderseitigen Zuwachse ergiebt das in Fig. 47 eingetragene Wachsthum der Mittelzone. Uebrigens wurde ein analoger Verlauf dieser Curve auch bei directen Messungen gefunden, die an Marken ausgeführt wurden, welche an der Seitenflanke angebracht waren.

Mögen nun diese Reactionen (wie nicht anders zu erwarten) durch eine verwickelte Kette von directen und indirecten Auslösungen und Actionen zu Stande kommen, so sind sie doch in jedem Falle als Erfolge anzusprechen, die durch den Contactreiz und vermöge der Contactreizbarkeit ausgelöst werden. Diese Causalbetrachtung bleibt auch zu vollem Rechte bestehen, wenn der Wiederausgleich der Krümmung (die rückläufige Bewegung) nicht direct durch den Contactreiz, sondern durch die Actionen und Bedingungen veranlasst werden sollte, die indirect durch den Contactreiz ausgelöst und geschaffen werden[2]).

Eine bestimmte Entscheidung ist u. a. nicht daraus zu entnehmen, dass nach Fitting (l. c. p. 588) die Wachsthumsbeschleunigungen und die diesen entsprechenden Krümmungsbestrebungen in derselben Weise und Reihenfolge (vgl. Fig. 47) auch dann ausgelöst und activirt werden, wenn der festgehaltenen Ranke die Einkrümmung mechanisch unmöglich gemacht ist. Denn wenn hieraus folgt, dass zum Zustandekommen der auf die rückläufigen Bewegungen hinarbeitenden Wachsthumsthätigkeit die Realisirung der Einkrümmung nicht nothwendig ist, so ist doch damit nicht ausgeschlossen, dass der Anstoss für die Ausgleichthätigkeit durch die Modification der Spannungsverhältnisse geschaffen wird. Denn in Folge der Wachsthumsbeschleunigung der Oberseite werden die Gewebe der Unterseite (die bei der Realisirung der Reizkrümmung nicht oder etwas comprimirt werden) in Zugspannung versetzt, wie sich daraus ergiebt, dass sich die soeben gereizte Ranke beim Loslassen sofort concav nach der Unterseite einkrümmt.

Ohne Frage wird aber auch bei der Ranke durch die Störung des Gleichgewichts eine auf die Ausgleichung der Störung hinarbeitende Thätigkeit erweckt (II, p. 365; § 119). Dieses giebt sich thatsächlich darin kund, dass eine plastische Krümmung, die man der Ranke ohne eine thigmotropische Reizung aufdrängt, und zwar unter Zuhilfenahme einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung, ausgeglichen wird (Fitting, l. c. p. 557, 582). Desshalb ist aber immer noch möglich, dass bei einer Contactreizung auch durch irgend eine

---

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 377. Näheres über die Methodik ist bei Fitting nachzusehen.

2) Dasselbe gilt für die photonastischen und thermonastischen Bewegungen, bei welchen z. Th. in analoger Weise durch den Wechsel des Lichtes oder der Temperatur eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst wird (vgl. II, § 103, 104).

andersartige Reizverkettung, also unabhängig von Spannungsverhältnissen etc., bewirkt wird, dass in der Unterseite der Ranke nach einer gewissen Zeit eine beschleunigte Wachsthumsthätigkeit aufgenommen wird.

Ohnehin handelt es sich bei den Ranken um sehr verwickelte Reizverhältnisse. Denn es ist schon eine besondere Reizverkettung und dirigirende Reizleitung [1]) nöthig, um zu erzielen, dass sowohl bei den radiären, wie bei den physiologisch dorsiventralen Ranken die beschleunigte Wachsthumsthätigkeit nicht in der berührten, sondern gerade in der gegenüberliegenden Flanke ausgelöst wird (vgl. II, § 127, 129). Zudem tritt, wie Fitting (l. c. p. 582) fand, keine Reaction ein, wenn die Ranke an zwei opponirten Punkten (oder ringsum) annähernd gleichstark gerieben wird. Unter diesen Umständen unterbleibt nämlich auch bei dorsiventalen Ranken die Krümmung. Dass aber auch bei den radiären Ranken keine Action ausgelöst wird, ergiebt sich daraus, dass selbst bei starker zweiseitiger oder allseitiger Reibung keine Wachsthumsbeschleunigung erweckt wird, die sich auch bei diesen Ranken einstellt, wenn nur einseitig gereizt, die Ausführung der angestrebten Krümmungsbewegung aber mechanisch unmöglich gemacht wird.

Da sich aber aus verschiedenen, hier nicht näher zu erörternden Erfahrungen ableiten lässt, dass die thigmotropische Perception fortbesteht, so müssen also die durch die antagonistischen Reize erweckten Processe derartig zusammenwirken, dass es nicht zur Auslösung einer Action kommt (vgl. II, § 120, 124; Fitting, l. c. p. 609). Eine Reizbarkeit, durch welche diese Compensation erzielt wird, besitzt somit auch die Oberseite der physiologisch dorsiventralen Ranken, die nicht im Stande ist bei alleiniger Reizung eine Krümmungsreaction auszulösen. Dabei stimmt das Empfindungsvermögen der Oberseite insofern mit dem der Unterseite überein, als die besagte Compensation bei der Reibung der Oberseite mit einem festen Körper, aber nicht bei der Reibung mit feuchter Gelatine eintritt (vgl. II, p. 422; Fitting, l. c. p. 564).

Die besprochenen Vorgänge gehören zu den mannigfachen, wechselseitigen Beeinflussungen von Reizen, die wir später behandeln werden (II, § 121, 122). Vermuthlich wird in diesem Falle die Compensation schon im sensorischen Theil eintreten, so dass die Auslösung der motorischen Thätigkeit gar nicht angestrebt wird. Allerdings ist zur Zeit nicht sichergestellt, ob dem so ist, oder ob etwa die Reaction desshalb unterbleibt, weil zwar die sensorischen Processe sich nebeneinander abspielen, die Activirung der motorischen Thätigkeit aber durch die Ausschaltung eines Bindegliedes, oder (was in diesem Falle unwahrscheinlich ist) durch die Lahmlegung der motorischen Befähigung unmöglich gemacht wird. Die von Fitting (l. c. p. 562) constatirte Thatsache, dass durch die Reibung der Oberseite einer dorsiventralen Ranke auch die durch eine Temperaturschwankung (II, § 99) und die durch die Decapitation der Rankenspitze ausgelösten Krümmungsbewegungen sistirt werden, dürfte im Verein mit weiteren Studien eine gewisse Aufklärung der angedeuteten Probleme ermöglichen. Da diese sistirende Wirkung, ebenso wie die bewegungsauslösende, nur wenig über das Contactgebiet hinausgreift (Fitting, l. c. p. 551), so lässt sich durch die localisirte Reibung der Oberseite erreichen, dass nur dieses

---

1) Ueber Reizleitung vgl. II, § 120.

Stück der Ranke gerade bleibt, während der übrige Theil die thigmotropische, thermonastische oder traumatropische Krümmung ausführt.

Nachdem wir den Erfolg einer transitorischen Berührung behandelt haben, müssen wir uns noch dem anhaltenden Contact zuwenden, durch den bekanntlich bewirkt wird, dass die Stütze umschlungen bleibt, dass also die Einkrümmung nicht wieder ausgeglichen wird. Darin besteht demgemäss ein Unterschied, während die Umschlingung der Stütze durch dieselben Reactionsvorgänge erzielt wird, die zunächst durch eine transitorische Reizung ausgelöst werden (Fitting, l. c. p. 609). Da aber nach Fitting bei continuirlichem Contact das Wachsthum des fassenden Theils der Ranke sehr bald gänzlich eingestellt wird, da also unter diesen Umständen die Wachsthumsbeschleunigung der Unterseite ausfällt, die mit der Ausgleichung der Reizkrümmung verknüpft ist, so müssen durch den dauernden Contactreiz die Actionen bezw. die Reize sistirt werden, die auf die Ausgleichung der Krümmung hinarbeiten. Es ist aber ersichtlich, dass dieses Resultat wiederum nur durch eine complicirte wechselseitige Reizverkettung erreicht werden kann, dass also auch die Rückregulation durchaus kein einfaches Problem ist.

Das soeben Gesagte gilt aber nur für den Fall, dass die Ranke dauernd einer energischen Contactreizung ausgesetzt ist, dass also dieserhalb auch keine Abhebung von der Stütze eintritt. Factisch stellt sich aber in Folge der Gegenreaction, Accommodation etc. (II, p. 424) selbst bei sensiblen Ranken häufig eine gewisse, partielle Abhebung von der Stütze ein. Indem dann die freien Partieen gelegentlich immer wieder mit der Stütze in Berührung kommen und hierdurch von neuem gereizt und zu einer Einkrümmung und Wachsthumsbeschleunigung veranlasst werden, wird factisch das Wachsthum noch einige Zeit fortgesetzt. Auf diese Weise, und in Verbindung mit dem Krümmungsbestreben der der Stütze benachbarten, freien Partie der Ranke (II, p. 425), gelingt es der Ranke durch Umkriechen der Stütze die Anzahl der Windungen zu vermehren, wie das bereits von Ch. Darwin (l. c. p. 102) beobachtet wurde. (Vgl. Fitting, l. c. p. 606.)

Die Wachsthumsoperationen, durch welche die Reizbewegungen der Ranken vermittelt werden, wurden, wie schon bemerkt (II, p. 428), erst durch die Untersuchungen Fitting's aufgeklärt. Aus den mitgetheilten Versuchsresultaten ergiebt sich aber ohne weiteres, dass die Einkrümmung nicht, wie es irrigerweise einige Forscher[1]) annahmen, durch eine active Contraction der concav werdenden Flanke herbeigeführt wird. Gegen eine solche Auffasssung sprachen übrigens im allgemeinen schon die Messungen von de Vries[2]), die indess bei der angewandten Methode keine grosse Genauigkeit erreichten, und die ausserdem die Wachsthumsbeschleunigung während der Krümmung desshalb nicht anzeigen konnten, weil die Messung erst einige Zeit nach der Vollendung der Krümmung vorgenommen wurde.

Irrig ist indess die Ansicht von de Vries[3]), nach der, wie in vielen anderen

1) Ch. Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876. p. 138; D. T. Macdougal, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1896, p. 151, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 399, Torrey Botanical Club 1898, Bd. 25, p. 69. Vgl. Fitting, l. c. p. 565.

2) H. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 309.

3) H. de Vries, Bot. Ztg. 1879, p. 835; Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, p. 509. Eine ähnliche Auffassung z. B. bei Leclerc du Sablon, Annal. d. scienc. naturell. 1887,

Fällen, die Contactreizung eine Turgorsteigerung in der convexwerdenden Hälfte veranlassen soll, durch die eine zunächst elastische, erst weiterhin durch Wachsthum fixirte Verlängerung der Zellhäute erfolge. Denn schon die directen Beobachtungen können keinen Zweifel lassen, dass die Reizkrümmung der Ranken durch wirkliches Wachsen vollbracht wird. Demgemäss wird die realisirte Krümmung bei plötzlichem Tödten durch Eintauchen in heisses Wasser nicht mehr verändert, als es auch bei der Tödtung anderer gekrümmter Organe in Folge der Ausgleichung von Spannungen etc. geschieht [1]). Der partielle Rückgang der Reizkrümmung nach dem Einlegen in Salzlösungen wird aber von de Vries (1880, l. c. p. 511) mit Unrecht als ein schlagendes Argument für seine Auffassung angesehen. Denn factisch dringen die Salze so langsam ein, dass die Plasmolyse erst nach einigen Stunden eintritt, so dass die Ranken nach dem Einlegen in die Salzlösung zunächst noch wachsen und durch ihre Wachsthumsthätigkeit die Reizkrümmung ganz oder theilweise ausgleichen können [2]).

Wie das Wachsthum der Ranken vor und während der Krümmungsthätigkeit im näheren ausgeführt wird, ist in diesem, wie in den meisten Fällen unbekannt (vgl. II, § 8, 9, p. 374). Aus der Thatsache, dass die Zellwand der Ranken verhältnissmässig leicht über die Elasticitätsgrenze gedehnt wird [3]), folgt natürlich noch nicht, dass sie plastisch wachsen muss (vgl. II, p. 30). In jedem Falle müsste aber auch bei den Ranken die plastische Verlängerung der Zellwand durch eine erweichende und vorbereitende physiologische Thätigkeit ermöglicht werden, da die Wachsthumskrümmung durch die Entziehung des Sauerstoffs zum Stillstand gebracht wird (II, p. 31 und § 105). Diese Regulation ist also auch dann nöthig, wenn durch die Reizung eine Turgorsteigerung veranlasst werden sollte. Eine solche Steigerung ist aber nicht nothwendig und auch nicht erwiesen. Denn die positive Annahme von de Vries ist auf irrige Voraussetzungen und Interpretationen in Bezug auf die Vorgänge an Ranken und in Bezug auf die Wachsthumsmechanik gegründet (vgl. II, § 8, 9, p. 374). Uebrigens wird eine Wachsthumsschnelligkeit, wie sie bei der Einkrümmung der Ranken in Anwendung kommt, auch in verschiedenen anderen Fällen gefunden (I, § 5).

In historischer Hinsicht sei bemerkt, dass eine eingehendere Kenntniss der Rankenthätigkeit erst mit den 1827 erschienenen Arbeiten Palm's und namentlich Mohl's beginnt. Letzterer entdeckte z. B. die Contactreizbarkeit und erkannte die Beschleunigung der schraubigen Einrollen an dem nicht fassenden Theil, sah aber irrigerweise auch das Winden als einen Erfolg der Contactreizung an (vgl. II, p. 402 Anm.). Nachdem Dutrochet [4]) einige Beiträge geliefert hatte, wurde die Kenntniss der Rankengewächse besonders durch Ch. Darwin (l. c. 1876) erweitert. Weitere Förderungen verdanken wir de Vries und den anderen citirten Forschern. Von mir wurde fernerhin (l. c. 1885) das Wesen der Sensibilität aufgeklärt, die der thigmotropischen Reizbarkeit zu Grunde liegt. In jüngster Zeit hat dann Fitting (l. c.) die Mechanik der Wachsthumskrümmung und eine Anzahl der mit dieser zusammenhängenden Fragen näher verfolgt und aufgehellt.

VII. sér., Bd. 25, p. 38. — In analoger Weise suchte de Vries, ohne zureichenden Grund, auch die Modification der Zuwachsbewegung bei anderen Bewegungsvorgängen zu erklären. Vgl. II, § 8; § 129. Siehe auch p. 372.

1) Fitting, l. c. p. 598.

2) Fitting, l. c. p. 595. An dieser Stelle ist auch die anderweitige Literatur citirt.

3) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. 1, p. 489. Vgl. Bd. II, p. 64.

4) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 156.

Abschnitt III.

Krümmungsbewegungen durch mechanische und chemische Reizungen.

§ 89. Allgemeines über Stoss- und Tastreizungen.

Durch Druck, Stoss, Erschütterung, überhaupt durch mechanische Anstösse werden vielfach Krümmungsbewegungen und z. B. auch die auffälligen Variationsbewegungen ausgelöst, die bei Mimoseen, Papilionaceen, Oxalideen in den Be-



Fig. 48. **Mimosa pudica.** Das Blatt *A* befindet sich in reizempfänglicher, das Blatt *B* in gereizter Stellung. *p* das primäre Gelenke, *s* die secundären Gelenke an der Basis der Fiederstrahlen.

wegungsgelenken der Blätter und Blättchen ausgeführt werden (vgl. Fig. 32, p. 371 und Fig. 48, 49). Besonders schnell verläuft bekanntlich diese Reizreaction bei den Blättern von Mimosa pudica, Spegazzinii, Desmanthus plenus

u. s. w., welche bei einer allgemeinen Erschütterung durch die Senkung des primären Blattstieles, durch das Zusammenschlagen der Blättchen und durch die gegenseitige Annäherung der secundären Blattstiele plötzlich aus der reizempfänglichen Stellung (*A* in Fig. 48) in die gereizte Stellung (*B* in Fig. 48 übergehen. Wird aber nur ein einzelnes Gelenk durch directe Berührung gereizt, so tritt zunächst nur in diesem die Bewegung ein, die sich, z. B. nach dem Einschneiden eines Blättchens, allmählich auf die übrigen Blättchen des Fiederstrahles und endlich auf das primäre Gelenk u. s. w. fortpflanzt (vgl. II, § 95). Sehr schnell reagiren u. a. auch die Blättchen von Biophytum sensitivum, während es wiederholter, kräftiger Erschütterungen bedarf, um die völlige Senkung der Blättchen von Oxalis acetosella herbeizuführen (Fig. 49). Eine noch geringere Reizbarkeit besitzen die Blättchen des Fiederblattes von Robinia

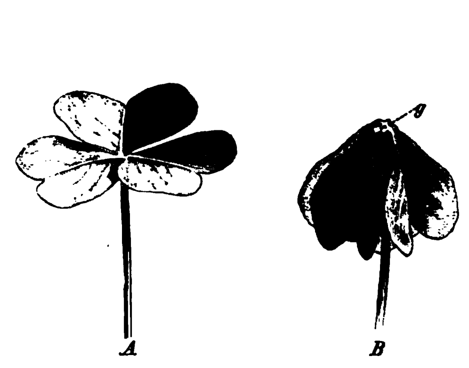


Fig. 49. Gedreites Blatt von Oxalis acetosella. *A* ungereizt; *B* nach wiederholter kräftiger Reizung. Die Gelenke befinden sich bei *g*.

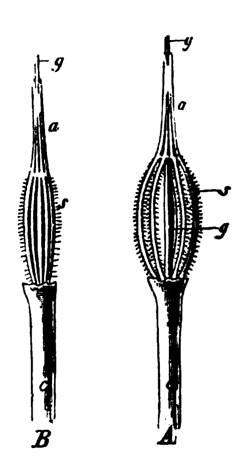


Fig. 50. Durch Entfernen der Corolle von Centaurea jacea sind die Staubfäden frei gelegt, die in *A* im reizempfänglichen, in *B* im contrahirten Zustand vergrössert dargestellt sind. *c* Corollenröhre; *s* Staubfäden; *a* Antherenröhre; *g* Griffel.

pseudacacia, und die Blättchen von Acacia lophantha werden durch die kräftigste Reizung nur zu einer geringen Bewegung veranlasst (vgl. II, § 90).

In einem sehr verschiedenen Grade ist auch die Reactionsfähigkeit in den Staubfäden der Cynareen ausgebildet, unter denen z. B. die Staubfäden von Centaurea jacea und Cynara scolymus bei Berührung plötzlich zusammenzucken und sich hierbei um 10—30 Procent verkürzen. Bei der gleichsinnigen Reizbewegung der 5 Staubfäden (s. Fig. 50) wird demgemäss, durch das Herabziehen der durch die Verwachsung der Staubbeutel gebildeten Röhre (*a*), ein weiteres Hervortreten des Griffels (*g*) bewirkt. Besteht in diesem Falle die ausgelöste Reaction, wie bei dem gereizten Muskel, in einer plötzlichen Verkürzung, so kann doch durch die entsprechende Verkettung der activen Gewebe mit anderen Elementen ein System hergestellt werden, das bei der Reizung eine Krümmung ausführt, wie das bei den Bewegungsgelenken der Mimosa u. s. w. der Fall ist (II, p. 371).

Natürlich muss die active Zone nicht gerade eine besondere (gelenkartige Form besitzen, die z. B. bei den reizbaren Staubfäden der Berberideen (Fig. 51),

Cistineen, Sparmannia, sowie bei den Narben von Mimulus (Fig. 52), Martynia, Bignonia, also bei Objecten nicht ausgebildet ist, in denen durch eine Berührung eine schnelle Krümmungsbewegung ausgelöst wird. Ferner wird das Zusammen-

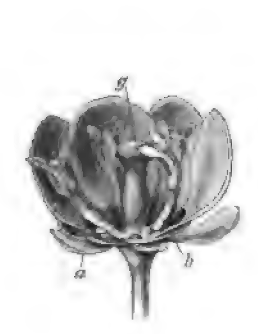


Fig. 51. Eine Blüthe von Berberis vulgaris nach Entfernung der vorderen Blumenblätter und Staubgefässe (vergrössert). — Das Staubgefäss *a* befindet sich im ungereizten Zustand und wird durch eine Berührung veranlasst in die Lage des Staubgefässes *b* zu schnellen, also an den Griffel *g* anzuschlagen.

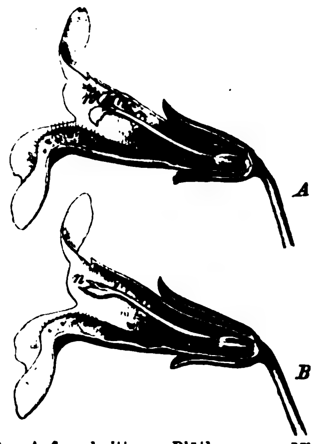


Fig. 52. Aufgeschnittene Blüthen von Mimulus luteus. In *A* befindet sich die Narbe *n* im ungereizten, in *B* im gereizten Zustand.

schlagen des durch Berührung gereizten Blattes von Dionaea muscipula (Fig. 53) und Aldrovandia in der Mittelrippe, unter activer Mitwirkung der Lamina ausgeführt.

Während bei den genannten Pflanzen die bewegungsthätigen Organe zu-

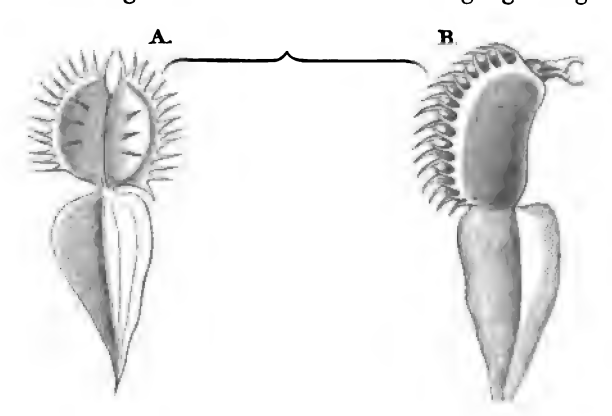


Fig. 53. Blatt von Dionaea muscipula, *A* im ungereizten Zustand. Auf jeder Blatthälfte sind die drei reizempfänglichen Haare sichtbar. *B* in dem zusammengeschlagenen Blatte ist ein Ohrwurm gefangen.

gleich befähigt sind, den Berührungsreiz zu percipiren, ist dieses nicht der Fall bei Masdevallia muscosa. Denn nach Oliver[1]) lässt sich die Reizbewegung des Labellums der Blüthe nicht durch die Berührung des Bewegungsgelenkes,

1) F. W. Oliver, Annals of Botany 1888, Bd I p. 244.

sondern nur durch die Reizung einer benachbarten Partie der Blüthenlippe auslösen.

Die obengenannten sowie die in II, § 90—92 zu nennenden Pflanzen sind Beispiele für die Erschütterungsreizbarkeit (= Stossreizbarkeit, seismonastische Reizbarkeit), d. h. sie reagiren auf eine jede beliebige, genügend intensive Erschütterung oder Zerrung, die durch den Stoss eines festen Körpers, oder durch den Wind, oder durch einen Wasser- oder Quecksilberstrahl hervorgebracht werden (vgl. II, p. 150). Eine anders geartete Sensibilität, die wir als Tastreizbarkeit (= Kitzelreizbarkeit, Contactreizbarkeit, thigmotropische, haptotropische, bezw. thigmonastische Reizbarkeit) bezeichnen, besitzen dagegen die Ranken, die schon (II, p. 416) genannten Pilze, Algen, sowie die Blatttentakeln von Drosera u. s. w. (vgl. II, § 93). Bei allen diesen Objecten wird die Reizbewegung nur durch die Berührung mit einem festen Körper ausgelöst, während die kräftigsten Beugungen und Zerrungen, durch den Wind oder durch einen Wasserstrahl, der Aufschlag eines Wasser- oder Quecksilberstrahls, sowie die Stösse eines nassen Gelatinestabes (eines Glasstabes, der mit 10—15 proc. Gelatine überzogen ist) nicht als Reiz wirken (vgl. II, p. 422). Dabei sind die sensibeln Ranken u. s. w. gegen ungemein sanfte Berührungen mit einem festen Körper empfindlich, die bei Mimosa pudica u. s. w. auch unter den günstigsten Bedingungen keine Reaction hervorrufen. Fast ebenso empfindlich wie die Ranken sind ferner die Tentakeln von Drosera rotundifolia, welche in dem Drüsenköpfchen den Tastreiz percipiren, der in dem Tentakelstiel eine Krümmungsbewegung veranlasst (II, § 93)[1]).

Durch das Verhalten gegen einen feuchten Gelatinestab oder gegen einen Wasserstrahl, bezw. gegen einen Holzstab u. s. w. lässt sich also entscheiden, ob ein Organ für Stossreize oder für Tastreize empfindlich ist, ob seine Sensibilität, wie man auch sagen kann, dem Mimosa- oder dem Rankentypus entspricht. Durch diese Unterscheidung, die auf dem verschiedenen Verhalten gegenüber dem äusseren Reizanstoss basirt, wird, ebenso gut wie durch die heliotropischen, geotropischen etc. Reizungen, eine specifische Sensibilität des reagirenden Organes gekennzeichnet (vgl. I, p. 14; II, p. 360). In diesem Sinne ist die Unterscheidung von Stoss- und Contactreizbarkeit, ebenso wie die Unterscheidung von Heliotropismus und Geotropismus, auch dann berechtigt, wenn die causale Aufhellung einen näheren genetischen Zusammenhang aufdecken oder zeigen sollte, dass es sich um Collectivbegriffe für physiologische Vorgänge handelt, die in den motorischen oder sensorischen Processen gewisse Differenzen bieten. Da aber die Trennung von Stoss- und Tastreizung auf die specifische Eigenthümlichkeit der Sensibilität begründet ist, so ist es ohne Belang, ob die specifische Perceptionsfähigkeit durch eine Krümmungsbewegung, durch die Production von Haustorien, oder durch irgend eine andere, schnelle oder langsame Reaction angezeigt wird.

Obgleich der sensorische Process noch nicht näher aufgeklärt wurde, so ist doch nicht zu verkennen, dass die Auslösung der Tastreizung in der Epi-

---

1) Näheres bei Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 483.

dermis des Menschen und bei der Pflanze unter denselben Bedingungen zu Stande kommt [1]). In beiden Fällen wird nämlich eine Reizung nur dann bewirkt, wenn durch den Druck an einzelnen Punkten eine localisirte Deformation, also ein steiles Druckgefälle hergestellt wird. Daher kommt es, dass der von Flüssigkeiten oder von der sich anschmiegenden Leimgallerte ausgehende Druck, der gleichmässig auf ein grösseres Flächenstück wirkt, oder doch in diesem ein sehr flaches Druckgefälle erzeugt, nicht als Reiz empfunden wird. Da ferner nicht die bewegungslose Anpressung, sondern die Reibung mit einem festen Körper reizend wirkt, so ergiebt sich, dass die Reizbedingungen nicht durch eine statische (localisirte) Deformation, sondern durch einen Deformationswechsel, also durch dieselben Bedingungen geschaffen werden, die in uns das Kitzelgefühl erwecken (Pfeffer, l. c. p. 493). Das geschieht auch dann, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn die nicht angefeuchtete Gelatine der Haut adhärirt und beim Abreissen localisirte Zerrungen verursacht, durch welche das Kitzelgefühl erweckt und auch die Ranke u. s. w. gereizt wird. Ebenso werden das Kitzelgefühl bei dem Menschen und die Reizung der Ranke u. s. w. durch schwache Inductionsschläge verursacht (Pfeffer, l. c. p. 505), und ferner durch die Reibung mit einem rauhen Körper energischer hervorgerufen, als durch die Reibung mit einem glatten Körper (II, p. 422). Im allgemeinen ist also die sensorische Erregung von der Grösse der Druckfläche, von der Tiefe, der Geschwindigkeit und dem Wechsel der Deformation abhängig. Durch die Ermittlung von numerischen Beziehungen zwischen diesen Factoren und der Grösse der Erregung wird aber natürlich das eigentliche Wesen der Tastreizung nicht präcisirt [2]).

Jedenfalls werden durch die Deformationen in der zunächst betroffenen Zellwand (bezw. der Haut des Menschen) nur die Bedingungen für die Auslösung der physiologischen Reizung in dem sensibeln Protoplasma (bezw. in den Tastkörperchen) hergestellt, das mit dem drückenden Körper in keine directe Berührung kommt. Dabei kann der Bau der Zelle und der Zellhaut u. s. w.

---

1) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 499. — Ueber die Auslösung der Tastreizung bei den Menschen siehe z. B. R. Tigerstedt, Physiologie d. Menschen 1898, Bd. II, p. 71; M. v. Frey u. F. Kiesow, Zeitschr. f. Psychologie und Physiol. d. Sinnesorgane 1899, Bd. 20, p. 126. — Bei den Pflanzen ist eine directe Berührung der Zellwand mit dem festen Körper nothwendig. Die Reizung unterbleibt also, wenn der directe Contact durch eine Gelatineschicht oder durch eine Schleimhülle verhindert wird. Vgl. Pfeffer, l. c. p. 513.

2) [Dem Wesen der Sache nach bringen die anatomischen Studien und die anderweitigen Erörterungen Haberlandt's (Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 117) nichts Neues. Die spezielle Deutung (l. c. p. 122), dass nur eine tangentiale Dehnung des Protoplasten (der Hautschicht) als Reiz empfunden werde, ist aber ziemlich willkürlich und wird durch die realen Erfahrungen nicht gerechtfertigt. Denn factisch wirken doch sehr ansehnliche Krümmungen und Zerrungen, die mit Hilfe eines Gelatinestabs etc. sehr schnell ausgeführt werden, nicht als Reiz auf empfindliche Ranken, die schon durch die überaus sanften Stösse gereizt werden, welche ein leicht bewegtes Fädchen von 0,00025 mgr Gewicht ausübt, obgleich doch durch dieses sicherlich nur minimale Aenderungen der Tangentialspannung hervorgerufen werden. Dass aber das locale Eindrücken der wie üblich hervorgewölbten Aussenwandung der Epidermis eine Reizung bewirkt, ist nach den von mir erwähnten Reizbedingungen selbstverständlich und auch in meiner Arbeit hervorgehoben worden.]

in hohem Grade diese physiologische Auslösung begünstigen, die aber, ebenso wie bei anderen Reizvorgängen, nur möglich ist, wenn das Protoplasma mit der entsprechenden Sensibilität ausgestattet ist. In diesem Sinne werden voraussichtlich die Tasttüpfel begünstigend wirken, die sich bei den Ranken von Cucurbitaceen und einigen anderen Pflanzen in der Aussenwand der Epidermis finden (Fig. 54). Da diese Tasttüpfel aber auch in der unempfindlichen Hälfte der Ranke von Bryonia vorhanden sind, so ergiebt sich, dass durch ihre Existenz noch nicht die Bedingungen für eine Tastreizung in einem beliebigen Protoplasma hergestellt werden. Dass diese Reizung aber auch ohne derartige Tüpfel möglich ist, beweist das Fehlen der Tasttüpfel in den sehr sensibeln Ranken von Passiflora, Cobaea u. s. w.[1]) Auch ist die Contactreizbarkeit nur bei bestimmten Wimpern gewisser locomotorischer Organismen ausgebildet, bei denen der Reiz durch die unmittelbare Berührung des sensiblen Protoplasmaorganes ausgelöst wird (II, § 153).

Wir müssen also dahin gestellt lassen, ob etwa in dem sensibeln Protoplasma, analog wie bei den tropistischen Auslösungen (II, § 125—127), eine Druck-

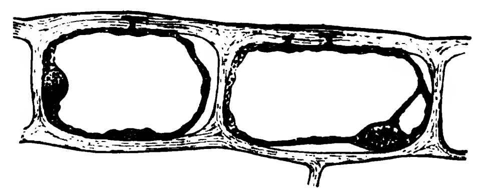


Fig. 54. Epidermiszellen aus dem Längsschnitt der Ranke von Cucumis sativus, welche in der Aussenwand Tasttüpfel besitzen.

differenz als Reiz empfunden wird, ob ferner das ganze Protoplasma, oder nur die Hautschicht, oder vielleicht nur bestimmte Partieen dieser befähigt sind, einen Tastreiz zu percipiren[2]). Allerdings ist eine so weit gehende Arbeitstheilung, wie sie uns bei den höheren Thieren in der Differenzirung der Tastkörperchen entgegentritt, auch in diesem Falle nicht zu erwarten. Uebrigens ist mit der Kenntniss des sensibeln Organes und des Ortes der Perception noch nicht der eigentliche Reizprocess aufgehellt.

Das Wesen der Erschütterungsreizung besteht gerade darin, dass die soeben besprochenen Reizbedingungen nicht nöthig sind, dass vielmehr die Reizung bei jedem beliebigen Druckwechsel erfolgt, gleichviel ob dieser durch Stoss, Erschütterung, Zerrung u. s. w. erzeugt wird. Es ist desshalb begreiflich, dass gewisse sensiblere Pflanzen auch durch eine plötzliche Veränderung des Luftdruckes, der Temperatur, der Transpiration, der Wasserbewegung u. s. w.[3])

1) Pfeffer, l. c. p. 524. Haberlandt, Physiolog. Anatom. II. Aufl. 1896, p. 478. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 126; Strasburger, Jahrsb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 515.]

2) Dass keine Reaction eintritt, dass uns also sowohl die radiäre, als auch die dorsiventrale Ranke nicht reizbar zu sein scheint, wenn dieselbe an zwei opponirten Flanken oder allseitig (diffus) berührt wird, ist Bd. II, p. 430 erörtert.

3) Für Mimosa pudica ist dieses lange bekannt. Munk (Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte von Dionaea 1876, p. 105) beobachtete bei plötzlicher Steigerung der Transpiration eine Reizung auch am Blatte von Dionaea muscipula.

gereizt werden. Die Perception des Erschütterungsreizes kann also auch in Binnenzellen vor sich gehen, und vielleicht giebt es auch Pflanzen, in denen die Epidermis nicht sensibel ist[1]). Jedenfalls wird die Sensibilität der Oberhaut nicht schlechthin durch die Wirksamkeit eines Stosses erwiesen, da dieser durch die Deformation der Epidermiszellen auslösend auf Binnenzellen wirken kann.

In jedem Falle ist aber eine genügend schnelle, wenn auch nur transitorische Veränderung des Druckes (d. h. irgend ein Wechsel) zur Reizung nothwendig, denn durch statischen Druck, sowie durch eine genügend langsame Steigerung des Druckes, der Spannung u. s. w. wird keine Auslösung hervorgerufen (Pfeffer, l. c.). In dieser Hinsicht stimmen also die Erschütterungsreizungen mit den Kitzelreizungen überein, die nur bei ganz bestimmten Druckverhältnissen zu Stande kommen. Desshalb ist es begreiflich, dass Ranken u. s. w. durch die kräftigsten Beugungen und Zerrungen nicht gereizt werden, da hierdurch nicht an einzelnen Punkten die zur Auslösung nothwendige Steilheit des Druckgefälles hergestellt wird.

Nach den empirischen Erfahrungen setzen zwar Erschütterungsreizbarkeit und Tastreizbarkeit besondere Qualitäten voraus, die indess ebensogut wie Heliotropismus, Geotropismus u. s. w. in demselben Organ ausgebildet sein könnten. Möglicherweise ist dieses bei dem Blatte von Dionaea muscipula der Fall (II, § 92). Wenn wir aber die transitorische Wachsthumsstörung und Erschlaffung durch mechanische Eingriffe[2]) als die Folgen einer Erschütterungsreizung ansehen, so ist diese Sensibilität in geringem Grade in allen wachsenden Pflanzen, auch in Ranken u. s. w. vorhanden. Ob andererseits einer Mimosa u. s. w. eine schwache Contactreizbarkeit zukommt, ist desshalb schwer zu entscheiden, weil durch einen jeden mechanischen Eingriff die bisher entwickelte Stossreizbarkeit ausgelöst wird.

Durch die verschiedenen mechanischen Eingriffe wird wohl in einer jeden Pflanze eine gewisse Reaction hervorgerufen, und es wurde bereits darauf hingewiesen, dass ausser der soeben besprochenen Reizbarkeit auch noch andere Sensibilitäten gegen mechanische Einflüsse ausgebildet sind[3]). Schliesslich kann man zu den mechanischen Reizungen auch diejenigen Auslösungen rechnen, die durch die Wasserbewegung (II, p. 139) oder durch andere Bewegungsvorgänge in der Pflanze verursacht werden. Vielleicht schliesst sich auch der eigentliche physiologische Auslösungsprocess in der geotropischen Reizung mehr oder weniger den Tastreizungen an (II, § 127). Auch ist noch nicht entschieden, in welcher Weise durch die Wasserbewegung die rheotropische Reizung vollbracht wird (II, § 117). Wir halten uns indess in diesem Kapitel allein an diejenigen Bewegungsreactionen, die durch Stoss- oder Tastreizung veranlasst werden, berücksichtigen aber dabei aus den schon II, p. 356 angeführten Gründen auch die tropistischen Auslösungen bei den Ranken u. s. w.

---

1) Ob bei einer Ranke etc. ausser der Epidermis auch Binnenzellen Tastreizbarkeit besitzen, ist unbekannt.

2) Vgl. Bd. II, p. 152. — Ueber Reactionen im Protoplasten siehe II, § 153.

3) Die traumatischen Reize werden hier nicht berücksichtigt. Vgl. II, p. 155. Ueber Traumatropismus siehe II, § 117.

Es sei hier nochmals betont, dass man dem Protoplast und ebenso der einzelnen, hautumkleideten Zelle, sowie einem Zellgewebe nicht die physiologischen Eigenschaften und somit auch nicht die Reizbefähigungen anzusehen vermag (Bd. I, § 1; II, § 39, 40 etc.). Somit kann durch die wahrnehmbaren Gestaltungsverhältnisse der Zelle und der Zellhaut, sowie durch die Art der Anordnung und Verkettung gleichartiger oder differenter Zellen (Elemente) nicht die Sensibilität geschaffen [1]), sondern im günstigsten Falle nur erzielt werden, dass ein bestimmter äusserer Anstoss leichter oder schwieriger oder an einer bestimmten Stelle in bevorzugter Weise eine Auslösung bewirkt [2]). So wird z. B. die Undurchlässigkeit der Zellhaut oder eines umhüllenden Gewebes die chemische Reizwirkung eines Stoffes schwierig oder unmöglich machen, bezw. allein oder vorwiegend auf eine Stelle beschränken, an welcher der fragliche Stoff leicht oder leichter seinen Weg in das Innere findet. Analog muss die verschiedene Durchlässigkeit für Licht wirken, und so kommt es, dass sich z. B. ein Keimstengel, dessen eine Flanke mit Tusche überstrichen ist, im diffusen Licht heliotropisch krümmt. Ferner wird die künstliche und ebenso die von der Pflanze hergestellte, allseitige oder locale Umkleidung mit einer resistenten Wandung oder Gewebemasse verursachen, dass die so geschützte, sensible Zelle oder Gewebemasse weniger leicht oder auch gar nicht durch Stoss oder Druck gereizt wird. Andererseits ist eine derartige Anordnung und Verkettung möglich, dass Druck und Zug etc. aus rein mechanischen Gründen nicht die gleiche Reizwirkung ausüben, oder dass die Berührung einer bestimmten Stelle allein oder besonders leicht eine Auslösung hervorruft, weil die Druckwirkung unter diesen Umständen in bevorzugter Weise auf die mechanisch reizbaren Elemente übertragen wird [3]) (siehe z. B. Dionaea II, § 92).

Selbstverständlich hat die Forschung stets allen mitwirkenden Factoren Rechnung zu tragen. Jedoch darf nicht vergessen werden, dass die specifische Reizbarkeit und das Wesen des Reizprocesses durch die beste Kenntniss der anatomischen Verhältnisse nicht erkannt und aufgeklärt werden können. Auch ist allgemein bekannt, dass die Sensibilität bei ähnlicher (auffälliger) Structur ganz verschieden und bei differenter Structur gleichartig sein kann, dass ferner specifische und differente Reizbarkeiten auch solchen Zellen und Geweben zukommen, deren anatomische Bauverhältnisse nichts absonderliches und keine Abweichungen von anderen unempfindlichen Zellen und Geweben bieten [4]). Es ist übrigens einleuchtend, dass durch die sichtbare (grobe) anatomische Anordnung eher eine Begünstigung der mechanischen Reizung, als eine Begünstigung der thermischen, photischen und verschiedener anderer Reizungen erreichbar sein muss. Dem entsprechen auch die empirischen Erfahrungen. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass bei einer Aufzählung der real gefundenen, zweckentsprechenden, anatomischen

---

1) Ich sehe hier davon ab, dass durch die physiologischen Wechselwirkungen die Eigenschaften modificirt und besondere Erfolge erzielt werden.

2) Wir haben hier nur die sensorischen Vorgänge im Auge. Dass aber die Realisirung und die Ausgiebigkeit der Reaction in vielfacher Hinsicht von den wahrnehmbaren Structurverhältnissen abhängt, ist bekannt und allgemein Bd. II, § 78 erörtert.

3) Dass die ersten Wechselwirkungen rein physikalisch oder chemisch und nur das Vorspiel für die dadurch vermittelte, physiologische Perception sein können, wurde allgemein Bd. II, p. 359 erörtert. Bei einer solchen rein mechanischen Uebertragung durch Haare etc. bezeichnet Haberlandt (l. c. 1901, p. 9) die vermittelnden anatomischen Elemente als Stimulatoren.

4) Man kann übrigens die percipirenden Zellen und Organe auch dann als Sinnesorgane ansprechen, wenn sie nur durch ihre physiologische Befähigung, aber nicht durch einen besonderen anatomischen Bau ausgezeichnet sind (vgl. Bd. II, § 120).

Structuren diese in den Vordergrund treten, während sich bei Berücksichtigung der Gesammtheit aller Reizvorgänge ergiebt, dass in den meisten Fällen keine auffällige Structur vorhanden ist, die augenfällig auf die Begünstigung der Reizauslösung berechnet ist. Da aber die allgemeine Physiologie in erster Linie die Existenz und das Wesen der specifischen Sensibilitäten, sowie die Ausführung der Reactionsvorgänge zu beleuchten hat, kann sowohl bei den mechanischen als bei anderen Reizungen nur nebenbei auf die speciellen, anatomischen Verhältnisse hingewiesen werden, durch welche in dem einzelnen Falle die Reizauslösung begünstigt wird.

[Haberlandt's Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901 erschienen erst nach dem Abschluss dieses Kapitels und konnten desshalb nur anmerkungsweise berücksichtigt werden.]

§ 90. Fortsetzung.

Da die Unterscheidung von Erschütterungs- und Tastreizung allein auf der specifischen Eigenthümlichkeit der Sensibilität beruht, so ist ganz offen gelassen, welcher Art die ausgelösten Reactionen sind, und ob in Wirklichkeit durch die beiden Reizungen gleichartige oder verschiedenartige Erfolge veranlasst werden (II, p. 360, 436). Halten wir uns aber an die auffälligen Krümmungsbewegungen, so werden nach den bisherigen Erfahrungen im allgemeinen durch die Stossreize Variationsbewegungen, durch die Tastreize Wachsthumsbewegungen ausgelöst (vgl. II, § 93). Indess scheint z. B. in dem Blatte von Dionaea (II, § 92) die durch den Stossreiz hervorgerufene Krümmung theilweise durch Wachsthum vermittelt zu werden[1]. Ausserdem sind die Wachsthumsstörungen, welche allgemein durch die Erschütterung wachsender Sprosse verursacht werden, als Stossreizungen anzusehen (II, p. 439). Wenn andererseits als Erfolg von Tastreizungen derzeit nur Nutationskrümmungen bekannt sind, so folgt daraus nicht, dass die potentiellen (im Keim schlummernden) Fähigkeiten der Pflanze nur in dieser Richtung ausgebildet sein müssen. Uebrigens beruhen die Bewegungsreactionen, die in den Wimpern gewisser Organismen durch Tastreizung ausgelöst werden, nicht auf Wachsthumsvorgängen (II, § 153), und ferner werden die Bewegungen, zu welchen der Mensch durch Tastreizungen veranlasst wird, durch Muskelcontractionen vermittelt.

Auch besteht im Bezug auf Empfindlichkeit (Reizschwelle, Latenzzeit u. s. w.) und Reactionsschnelligkeit kein bestimmter Unterschied zwischen Stoss- und Tastreizungen[2]. Unter den letzteren ist freilich keine so schnelle Reaction bekannt, wie für Mimosa pudica, bei welcher unter günstigen Umständen die Latenzzeit weniger als 1 Secunde beträgt, und die Senkung des primären Blattstieles, sowie das Zusammenschlagen eines Blättchenpaares in 2—5 Sec. ausgeführt wird[3]. Indess wird bei sensiblen Ranken schon in 5—20 Sec.

1) In wie weit bei der Reizkrümmung der noch wachsthumsthätigen Gelenke von Mimosa pudica etc. Wachsthum mitbetheiligt ist, wurde noch nicht ermittelt. Ueber diese Betheiligung bei der Ausführung von Schlafbewegungen vgl. II, § 103, 104.

2) Es wird hier die Kenntniss und Berücksichtigung der allgemeinen Erörterungen in diesem Bande II, § 77 vorausgesetzt.

3) Ungefähr gleich schnell vermögen die Staubfäden von Centaurea jacea und das

(II, p. 423) der Beginn der durch Tastreizung ausgelösten Reaction bemerklich, die sehr viel schneller verläuft als die Bewegungen, die durch einen Stossreiz bei den minder empfindlichen Objecten (Robinia, Acacia lophantha etc.) veranlasst werden. Da aber die Empfindlichkeit und Reactionsthätigkeit mit dem Entwickelungsstadium, den Aussenbedingungen u. s. w. sehr veränderlich sind, so hat die genaue Ermittelung von Schwellenwerth, Latenzzeit u. s. w. immer nur einen bedingten Werth und ein beschränktes Interesse. Wichtig aber ist, dass unter bestimmten Bedingungen die überaus sensible Mimosa pudica gar nicht oder nur so langsam und so schwach reagirt, wie eine Pflanze, die unter keinen Umständen zu einer schnellen und ausgiebigen Reaction befähigt ist.

Früher (II, p. 364, 434) wurde auch bereits hervorgehoben, dass nur bei gewissen Pflanzen, wie z. B. bei den Blättern von Mimosa pudica, den Staubfäden von Cynareen, Berberis etc., durch eine jede erfolgreiche Reizung explosionsartig die volle Bewegungsamplitude ausgelöst wird. Jedoch wird in vielen Fällen, z. B. bei den Blättchen von Oxalis, Robinia, selbst durch eine sehr intensive Stossreizung nur eine partielle Bewegung, also eine submaximale Reizung bewirkt [1]), die auch bei den Blättern von Mimosa pudica erzielbar ist, wenn die Sensibilität durch niedere Temperatur etc. genügend herabgesetzt wurde.

Eine Steigerung der Reaction mit der Intensität und der Fortdauer (der Summirung, der Superposition) der Reizung ist ohnehin allgemein zweckentsprechend oder geboten, um eine den veränderten Reizbedingungen entsprechende, neue Gleichgewichtslage zu schaffen und zu erhalten, wie das bei den Organen der Fall ist, die zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke mit Tastreizbarkeit ausgestattet sind. Für diese Zwecke genügt es, wenn erst einige Berührungen eine merkliche Reaction auslösen, und man begreift, dass das Kitzelgefühl in uns, so wie die Kitzelreizung in Pflanzen, gewöhnlich erst durch die Wiederholung des localisirten Druckwechsels erweckt werden. Indess reicht bei sehr sensiblen Ranken eine einmalige kräftige Berührung, die allerdings eine Summe von localisirten Deformationen bewirkt, aus, um eine merkliche Reaction hervorzurufen [2]), die auch an sehr empfindlichen Tentakeln von Drosera bei einer

---

Blatt von Dionaea muscipula zu reagiren. Für letzteres fand J. Burdon-Sanderson (Philosoph. Transact. 1882, Th. I, p. 48 d. Separatab.; Biolog. Centralbl. 1882, Bd. 2, p. 497), dass bei 20° C., also in einem mässig reactionsfähigen Zustand, nach einer mechanischen Reizung die Latenzzeit ca. 1 Sec. betrug, und dass das Zusammenschlagen der Blattlappen 5—6 Sec. in Anspruch nahm.

1) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 69; Unters. a. d. bot. Instit. zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 520; M. Macfarlane, Biological lectures 1894, p. 190. Nach G. Haberlandt (Annal. d. jardin Botan. d. Buitenzorg 1898, Suppl. II, p. 35) wird auch bei Biophytum sensitivum durch sanfte Berührung eine submaximale Reizbewegung ausgelöst. — Unter solchen Umständen wird, analog wie bei Ranken etc., eine Bewegung durch Wiederholung von Reizen ausgelöst, von denen der einzelne keine merkliche Wirkung hat. Uebrigens kann durch Summation der Reizwirkung von sanften Stössen, nach Burdon-Sanderson (Proceedings of the Royal Society 1877, Bd. 25, p. 411) auch die Auslösung der explosionsartigen (maximalen) Reizbewegung des Blattes von Dionaea muscipula veranlasst werden. Vgl. auch Ch. Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876, p. 261. — Die Angabe von Macfarlane, l. c. p. 187, nach der bei Dionaea mindestens 2 Stösse nöthig sind, um eine Reizung zu verursachen, gilt offenbar nur für bestimmte Verhältnisse.

2) Dieses Buch, Bd. II, p. 423.

drei- bis viermaligen Berührung eintritt[1]). Allerdings ist nicht zu verkennen, dass durch die Ausnutzung einer vorbereiteten (labilen), elastischen Spannung weit besser eine explosionsartige und maximale Reaction erzielbar ist, als durch die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit (vgl. II, p. 364).

Obgleich sich also auf Grund der soeben angedeuteten Reactionsverhältnisse ein durchgreifender Unterschied zwischen Erschütterungs- und Tastreizungen nicht aufstellen lässt, liess doch das Gesammtverhalten der real ausgebildeten Reizbewegungen eine Gruppenverschiedenheit herausfühlen, die mir bereits in der ersten Auflage dieses Buches (Bd. II, p. 225) Veranlassung gab, Stoss- und Contactreize zu unterscheiden. Diese Trennung hat dann weiterhin durch die Feststellung der specifisch verschiedenen Sensibilität einen sicheren Boden gewonnen[2]).

Ebenso wie andere Reizungen werden auch die transitorischen mechanischen Reizungen selbstthätig wieder ausgeglichen, während bei Fortdauer der Reizung eine neue Gleichgewichtslage angenommen wird, die in erster Linie aus den erweckten Gegenreactionen, der Abstumpfung der Sensibilität (also der Accommodation an die Reizung u. s. w.) resultirt (II, p. 365, 423). So lange die Pflanze eine Reizstellung beibehält und auf eine Steigerung desselben Reizes reagirt, kann es sich nur um eine gewisse Abstumpfung der Empfindlichkeit handeln, die allgemein einzutreten scheint (II, p. 365, § 124). Diese Abschwächung der Sensibilität geht aber bei genügend intensiver Reizung in manchen Fällen, z. B. bei Mimosa pudica, so weit, dass das gereizte Organ, trotz fortgesetzter Erschütterung durch Stösse oder schwache Inductionsschläge, in die Ausgangsstellung zurückkehrt und durch einen mechanischen Reiz nicht zu einer erneuten Bewegungsreaction zu bringen ist[3]). Wenn sich dagegen das Blatt von Mimosa bei schwächerer, continuirlicher Erschütterung wieder erhebt, so ist die Sensibilität nur abgeschwächt, wie sich daraus ergiebt, dass durch eine Verstärkung des Reizes eine mässige Krümmungsbewegung ausgelöst wird. Somit ist es verständlich, dass einige Autoren die dauernd erschütterte Mimosa unempfindlich, andere aber durch Stoss reizbar fanden[4]).

In den Gelenken der Mimosa pudica hat zudem die Inanspruchnahme durch eine einzelne Auslösung eine transitorische Sistirung der Reizbarkeit zur Folge. Diese ist während der rückgängigen Bewegungen nicht vorhanden und kehrt nach der Vollendung des Rückganges nur allmählich wieder, so dass durch einen Stoss zunächst nur eine geringe und erst weiterhin eine ansehnliche Reizbewegung hervorgerufen wird (Pfeffer, l. c. 1873, p. 60). Dieses Verhalten macht es begreiflich, dass bei Mimosa nach einer Reihe von Stössen, also in periodischer Wiederholung, eine mässige Reizbewegung eintritt, wenn man die Stösse in Intervallen von 3—5 Minuten gegen das primäre Gelenk wirken lässt, so dass nach der Rückkehr in die Ausgangslage eine genügende Ruhezeit bleibt, um die Reizbarkeit partiell zu regeneriren (Pfeffer, l. c. p. 60). Beachtet man,

---

1) Ch. Darwin, Insektenfressende Pflanzen 1876, p. 239.

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 517.

3) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 56; Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 521.

4) Die Literatur ist bei Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 56, zusammengestellt.

dass die Mimosa, während sie durch die mechanische Inanspruchnahme für Stossreize unempfindlich ist, auf photonastische, heliotropische, überhaupt auf andere Reize reagirt (II, § 105), so hat man Grund zu der Annahme, dass die Veränderungen, durch welche die mechanische Reizbarkeit sistirt wird, in den sensorischen Einrichtungen und Processen zu suchen sind. Welcher Art diese Vorgänge sind, welche die Aufhebung und Wiederherstellung der Sensibilität verursachen, ist freilich noch nicht ermittelt (vgl. Pfeffer, l. c. 1873, p. 63.

Ein übereinstimmendes Verhalten aller Pflanzen kann man schon desshalb nicht erwarten, weil die Sensibilität in einem specifisch ungleichen Grade abgestumpft wird. Bei einer stürmischen (explosionsartigen) Reizreaction scheint indess öfters eine transitorische Sistirung der Sensibilität vorzukommen. Das ist z. B. bei den Staubfäden der Cynareen der Fall, bei welchen die Rückkehr der Reizbarkeit früher und zum Theil schon beginnt, bevor die Reizcontraction ausgeglichen ist[1]. Jedenfalls tritt diese völlige Sistirung der Sensibilität nicht bei allen durch Stossreiz ausgelösten Variationsbewegungen ein, denn die Blättchen von Oxalis sind z. B. auch während der Rückgangsbewegung reizbar (vgl. Pfeffer, l. c. 1885, p. 521). Auch lässt sich der thierische Muskel durch schnell aufeinanderfolgende Reizung in einem Contractionszustand erhalten.

Andererseits ist Cuscuta ein Beispiel dafür, dass durch die Inanspruchnahme eine periodische Sistirung der Tastreizbarkeit verursacht wird (II, p. 418. Eine solche Aufhebung tritt indess z. B. nicht in den Tentakeln von Drosera ein, die dauernd reizbar bleiben, obgleich bei einer schwachen Reizung des Drüsenköpfchens die Sensibilität so weit abgeschwächt wird, dass die zunächst ausgelöste Reizkrümmung, trotz der Fortdauer der Reizung, ausgeglichen wird[2].

Bei den verschiedenen Pflanzen sind somit eine Reihe von Eigenthümlichkeiten ausgebildet, die insofern unter einen einheitlichen Gesichtspunkt fallen, als sie ganz oder theilweise durch die ungleiche Abstumpfung der Reizbarkeit in Folge der Inanspruchnahme bedingt sind. Ohne Frage werden aber durch ein näheres vergleichendes Studium aller dieser Erscheinungen und Eigenthümlichkeiten noch viele Besonderheiten zu Tage gefördert und ausserdem wichtige Anhaltspunkte für das tiefere Verständniss der Reizvorgänge gewonnen werden.

Aus den allgemeinen Erörterungen in II, § 77 und aus dem Vorstehenden ergiebt sich auch in den Hauptzügen der Verlauf der Bewegung während der Reizcontraction und bei der Wiederausgleichung dieser. In beiden Fällen wird naturgemäss die Bewegung von dem Beginn ab bis zu einem Maximum beschleunigt und dann allmählich verlangsamt. Uebrigens pflegt die Contractionsbewegung nicht nur bei Mimosa, sondern auch bei den langsameren Reizbewegungen schneller zu verlaufen als die Ausgleichsbewegung. Dass und warum bei dieser, überhaupt bei dem Uebergang in eine neue Lage, häufig Oscillationen um die endliche Gleichgewichtslage stattfinden, wurde bereits (II, p. 366 im allgemeinen erörtert. Auch ist es selbstverständlich, dass eine jede Reizcontraction nur einen endlichen Werth erreichen kann. Denn dieser ist bei der maximalen Auslösung in Mimosa u. s. w. durch die Abnahme der Bewegungsenergie und die gleichzeitige Zunahme der mechanischen Widerstände bedingt.

1) Cohn, Abhdlg. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterländisch. Cultur 1861, Heft I, p. 16.
2) Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 514.

Bei einer Ranke u. s. w. schreitet aber die Krümmung, trotz der weiteren Bewegungsfähigkeit, nur so lange fort, bis sich die Erfolge der submaximalen Reizung und der Gegenreactionen das Gleichgewicht halten.

Dem Wesen nach sind die angedeuteten Verhältnisse und Beziehungen leicht zu erkennen. Detaillirte Angaben über die Bewegungscurven würden wir auch dann nicht zu bringen haben, wenn, was nicht der Fall ist, nähere Studien vorlägen. Bei der Registrirung der Reizbewegung einer mässig empfindlichen Mimosa pudica fand z. B. Bert[1]), dass sich das obere Ende des primären Blattstieles nach der Reizung in 7 Secunden um 22 mm senkte. Nach Beginn der Wiedererhebung stieg dann der Blattstiel in der 1. Min. ungefähr 4 mm, in der 2. Min. 4,5 mm, in der 3., 4. und 5. Min. je 3 mm, in der 6. Min. 2 mm, in der 8. Min. 1 mm, in der 9. Min. 0,5 mm.

Nutzen. Die Bewegungen, welche in verschiedenartigen Organen durch Stoss- und Tastreize ausgelöst werden, sind begreiflicherweise verschiedenen Zielen und Zwecken dienstbar. Evident ist die Bedeutung bei den Ranken u. s. w., die durch die Tastreizbarkeit zu dem Erfassen einer Stütze veranlasst werden. Dagegen dürften die durch Stossreiz ausgelösten Bewegungen der Staubgefässe und Narben auf die Uebertragung des Blüthenstaubes berechnet sein, während die Stoss-, Tast- und chemischen Reizungen der Carnivoren mit dem Fangen und dem Verdauen von Insecten zusammenhängen (II, § 94). Die so leicht auslösbaren Bewegungen von Mimosa pudica u. s. w. nützen vielleicht der Pflanze, indem sie grössere oder kleinere Thiere abschrecken, und man kann oft sehen, wie eine Fliege schleunigst davoneilt, wenn sie durch das Niederlassen auf das Blatt von Mimosa eine Reizbewegung verursacht[2]). Ferner dürften die gereizten Blätter von Mimosa pudica nicht so leicht durch Hagel oder Regen geschädigt werden. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass die Blätter bei fortgesetzter Reizung wieder straff werden und in die ausgebreitete Stellung zurückgehen. Ob den langsamen Reizbewegungen von Oxalis u. s. w. eine ökologische Bedeutung zukommt oder nicht, muss dahingestellt bleiben. Jedenfalls werden diese Blätter so wenig wie andere Organe durch die mechanische Reizung geschädigt[3]), während die Inanspruchnahme der Ranken sogar die Ausbildung von Haftorganen etc. fördern kann (II, p. 417). Bei Besprechung der Ranken ist schon darauf hingewiesen, dass durch die Ausbildung der Tastsensibilität die unnütze Reizung durch Regen und Wind vermieden ist.

1) P. Bert, Mémoir. d. l'Academ. d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 41. — Einen analogen Verlauf constatirten Cohn (Abhandlg. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 13) bei den Staubfäden der Cynareen, J. Burdon-Sanderson (Proceedings of the Royal Society 1877, Bd. 25, p. 416; Philosoph. Transactions 1882, p. 48 des Separatabd.) bei dem Blatte von Dionaea muscipula. — Ueber den Einfluss von Widerständen vgl. II, Kap. XVI.

2) Literatur: Johow, Kosmos 1884, Bd. II, p. 124; G. Haberlandt, Tropenreise 1893, p. 36; A. Burgerstein, Wiener illustrirte Gartenzeitung, März 1898.

3) Ueber chemische Reize vgl. II, § 94.

§ 91. Bewegungen durch Stossreizungen.

Im Anschluss an die allgemeine Orientirung und die spezielle Charakterisirung der Stoss- und Tastreizung soll nun zunächst die mechanische Ausführung der Bewegungen behandelt werden, die durch einen Stossreiz ausgelöst werden. Da aber der der Bewegung zu Grunde liegende Zellmechanismus näher nur an den Staubfäden der Cynareen und an den Blattgelenken von Mimosa pudica untersucht wurde, so beziehen sich unsere Erörterungen zunächst auf diese Objecte. So weit unsere Erfahrungen ein Urtheil gestatten, scheint allerdings die Reizbewegung der anderen, schon genannten und der noch zu nennenden Pflanzen auf dem gleichen Zellmechanismus zu beruhen. Eine endgiltige Entscheidung ist indess nur empirisch möglich, denn es ist nicht zu vergessen, dass ähnliche Reactionen mit verschiedenen Mitteln erreicht werden können [1]. Wenn andererseits im Blatte von Dionaea die Reizbewegung von Wachsthum begleitet ist (II, § 92), so ist damit nicht ausgeschlossen, dass dieser Bewegung ein analoger Zellmechanismus zu Grunde liegt, wie den Reizbewegungen der Cynareenstaubfäden und der Gelenke von Mimosa pudica. Denn möglicherweise ist auch bei den Reizkrümmungen der jugendlichen Gelenke Wachsthum mit betheiligt, während die Bewegungen fernerhin, wie es bei den auffälligen Stossreizungen üblich ist, durch Variation ausgeführt werden.

Bei Mimosa und Cynareen kommen die Reizbewegungen, wie ich nachwies [2], nach dem in diesem Band p. 374 erörterten Princip zu Stande, also dadurch, dass die Reizung eine plötzliche Senkung der Turgorenergie und dadurch eine schnelle Ausgleichung elastischer Spannungen veranlasst, die durch die allmähliche Regeneration des früheren Turgors immer wieder von neuem hergestellt werden. Da diese Vorgänge am besten bei den Staubfäden der Cynareen zu verfolgen sind, so werden wir uns zunächst diesen zuwenden.

Die Staubfäden der Cynareen werden, wie schon früher (II, p. 434, vgl. ebenda Fig. 50) erwähnt wurde, durch die Berührung zu einer Zuckung veranlasst, bei welcher sich z. B. die sehr reactionsfähigen Filamente von Centaurea jacea um 10—30 Proc., die Staubfäden von Cynara scolymus um 8—20 Proc. verkürzen. An dieser Contraction ist das ganze Filament ziemlich gleichmässig betheiligt, abgesehen von den beiden Enden, die sich weniger verkürzen. Zu einer derartigen Reizcontraction ist aber auch der abgeschnittene Staubfaden befähigt, von dem während der Reaction seitliche Beugungen und schlängelnde Bewegungen ausgeführt werden (Pfeffer, l. c. p. 80).

Der Aufbau des Staubfadens aus Längsketten von cylindrischen Zellen, die das centrale Gefässbündel umgeben (Fig. 55), bringt es mit sich, dass sich bei

1) Vgl. II, p. 441. An dieser Stelle ist auch auf andere Fälle, so auch auf die Reizbewegungen des Muskels und der Cilien hingewiesen, die auf einer anderen Mechanik beruhen, als die Contraction der Staubfäden der Cynareen u. s. w.

2) Näheres über die Reizbewegungen dieser Staubfäden, sowie des Gelenkes von Mimosa bei Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873; vgl. auch Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 325.

der Contraction die einzelnen Zellen in geichem Maasse verkürzen, wie der Staubfaden (II, p. 64). In der That kann man durch directe Messungen an dem Staubfaden von Centaurea jacea die Verkürzung der Epidermiszellen und der anschliessenden Parenchymzellen bestimmen und zugleich feststellen, dass diese Zellen bei einer Reizcontraction (bei der ja zugleich die in tangentialer Richtung wirksame Dehnkraft sinkt) annähernd ihren Durchmesser bewahren, also (abgesehen von der Verkürzung) ihre Form nicht wesentlich ändern und auch keine seitliche Ausbiegung erfahren[1]). Somit nimmt bei einer Verkürzung des Staubfadens um 20 Proc. die einzelne Zelle um ca. 20 Proc. an Volumen ab. Diese Volumenabnahme ist aber nur durch die Abgabe von Wasser möglich, das sich naturgemäss in die luftführenden Intercellularräume ergiesst, in denen keine nennenswerthe Compression der Luft zu Stande kommt, weil diese in dem communicirenden System nach anderen Orten strömt. Wird aber der Staubfaden mit Wasser injicirt, so erscheint an der Schnittfläche des Filamentes bei der Reizcontraction, obgleich diese nunmehr erheblich verringert ist, ein Wassertröpfchen, das augenscheinlich aus dem Parenchym, also offenbar aus den Intercellularräumen in diesem, hervorquillt (Pfeffer, l. c. p. 98). Unter solchen Verhältnissen ist es begreiflich, dass sich an dem contrahirenden Staubfaden von Centaurea jacea und Cynara scolymus Breite und Dicke nicht wesentlich ändern[2]). Damit ist aber natürlich nicht ausgeschlossen, dass an dem Staubfaden einer anderen Art eine Zunahme oder Abnahme des Durchmessers eintritt.

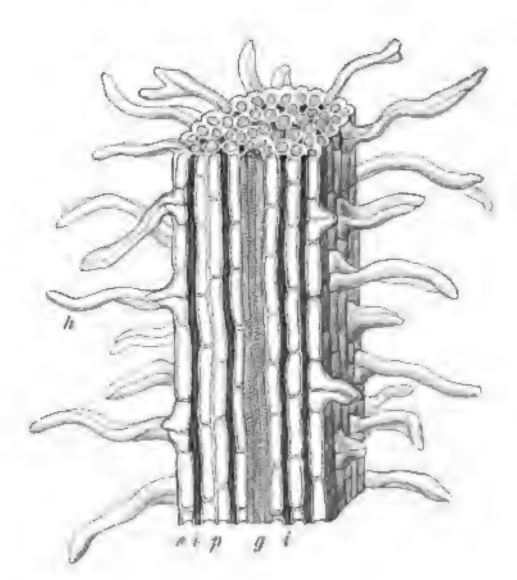


Fig. 55. Stück eines median gespaltenen Staubfadens von Centaurea montana (vergr.). *g* Gefässbündel, *p* Parenchym *e* Epidermis, *i* Intercellularräume, *h* Haare.

Aus diesen Erfahrungen, in Verbindung mit der Thatsache, dass die Reizbewegung nicht durch eine active Contraction des Protoplasmas und ebenso nicht durch eine transitorische Steigerung der elastischen Spannkraft der Zellhaut zu

1) Pfeffer, l. c. p. 96. — Es erklärt sich dieses daraus, dass mit der Turgorsenkung auch die in tangentialer Richtung wirksame Dehnkraft abnimmt, und hierdurch die angestrebte Zunahme des Durchmessers compensirt wird. Vgl. Bd. II, p. 66. — In Bezug auf die Einrichtungen, durch welche in den turgescenten Zellen das Hervorwölben der Seitenwand vermieden ist, vgl. auch Bd. II, p. 63.

2) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 89. Die Messungsmethoden, sowie die Resultate anderer Forscher und die Kritik dieser Messungen sind an dieser Stelle nachzusehen. — Die Sachlage ist auch nicht durch die offenbar nicht sehr umsichtigen Versuche von G. Schenkemeyer (Ueber die Contraction der Filamente von Centaurea. Breslauer Dissertation 1877) verändert.

Stande kommt, ergiebt sich, dass die Contraction des Staubfadens durch die plötzliche Senkung der Turgorenergie, die Wiederverlängerung aber durch die allmähliche Wiederherstellung der früheren Turgorenergie verursacht wird.

Da die Contractionsenergie (die durch das Gewicht bemessen wird, das zur Aequilibrirung der angestrebten Reizbewegung nöthig ist) mindestens 1—3 Atmosphären beträgt, so kann die bewegende Kraft unmöglich durch die active Contraction des zähflüssigen Protoplasmas gewonnen werden[1]). Aus dem Nachweis aber, dass sich die Elasticität der Zellhaut während der Reizbewegung nicht verändert, folgt, dass die Reizbewegung und die hiermit verknüpfte Auspressung von Wasser aus den Zellen nicht durch eine Veränderung der elastischen Eigenschaften der Haut, also durch die Steigerung des Druckes erzielt wird, der von der Zellhaut gegen den turgescenten Protoplasten ausgeübt wird[2]).

Die durch die Reizung verursachte Turgorsenkung hat eine so ansehnliche Contraction zur Folge, weil die Zellwände, und mit diesen die Filamente, in ähnlicher Weise dehnbar sind wie Kautschuk, also im spannungslosen Zustande, ohne Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze, eine Verlängerung um 100 Proc. zulassen (II, p. 60). Bis zu dem zulässigen Grenzwerth wird indess der Staubfaden auch im höchsten Turgescenzzustand nicht in Anspruch genommen, und demgemäss lässt das chloroformirte Filament noch eine erhebliche elastische Verlängerung zu. Andererseits verkürzt sich der durch Reizung contrahirte Staubfaden bei dem Tödten durch Eintauchen in siedendes Wasser um 10 bis 40 Proc., weil durch die Reizung der Turgor nur vermindert, aber nicht aufgehoben wird[3]). Eine analoge Verkürzung wie durch eine Stossreizung wird aber auch durch die Einwirkung einer 0,5—1 proc. Lösung von Kaliumnitrat hervorgerufen, durch welche die osmotische Leistung des Zellinhaltes ebenfalls um 1,7—3,5 Atmosphären vermindert wird (I, p. 129).

In principieller Hinsicht wird an unseren Betrachtungen dadurch nichts geändert, dass die Reizcontraction aus dem Zusammenwirken ungleichwerthiger Zellen resultirt. Denn die Verkettung mit passiven Geweben hat (ebenso wie die Verdickung der Zellwand) nur zur Folge, dass mit der zur Verfügung stehenden Energie eine geringere Verlängerung erzielt, aber ebenso die positive Spannung geschaffen wird, durch welche bei einer Turgorsenkung die Contraction bewirkt wird (vgl. II, p. 38, 71). Vermuthlich sind in dem Staubfaden nicht

1) Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 329 u. 326, Anmerkung; Pflanzenphysiolog. II. Aufl. Bd. I, p. 118.

2) Es folgt dieses daraus, dass 1. der soeben contrahirte und der expandirte (durch Chloroform unempfindlich gemachte) Staubfaden dieselben elastischen Eigenschaften besitzen, und dass 2. dasselbe Gewicht, das zur Wiederausdehnung des soeben gereizten Staubfadens auf die Ausgangslänge nöthig ist, auch ausreicht, um die angestrebte Contraction des gereizten Staubfadens aufzuhalten, was nicht der Fall sein könnte, wenn in der Zellhaut transitorisch ein actives Contractionsbestreben auftreten würde. Näheres mag in meinen Physiologischen Unters. 1873, p. 110, 117 nachgesehen werden. — Durch die vergleichende plasmolytische Methode kann die vorübergehende Senkung des osmotischen Druckes in den activen Zellen nicht nachgewiesen werden. Vgl. dieses Buch, Bd. I, p. 127; II, p. 377; Pfeffer, l. c. 1890, p. 327.

3) Es bezieht sich dieses auf einen in vollem Maasse reactionsfähigen Staubfaden, in dem also das Zurückgehen des Turgors und das endliche Absterben noch nicht begonnen haben.

nur die Parenchymzellen, sondern auch die Epidermiszellen und vielleicht auch die lebenden Zellen des Gefässbündels activ[1]). Denn wenn nur eine beschränkte Zahl von Zellen activ wäre, würde bei der Reizung (für die Querschnittseinheit) kaum eine so ansehnliche Contractionsenergie entwickelt werden, wie es der Fall ist. Aus der Thatsache, dass die Epidermis und das Gefässbündel in dem expandirten und in dem durch Reizung contrahirten Staubfaden negativ gespannt sind, lässt sich in unseren Fragen aus naheliegenden Gründen kein bestimmter Schluss ziehen, ebenso nicht daraus, dass bei weiterer Senkung, sowie bei der gänzlichen Aufhebung des Turgors das Gefässbündel eine positive Spannung annimmt, und dass die Wandungen der Parenchymzellen wellig werden (Pfeffer, l. c. p. 114).

Nach alledem wird in den Staubfäden der Cynareen durch die Reizung eine Senkung des Turgordruckes, aber keine Veränderung der elastischen Eigenschaften der Haut veranlasst. Diese Turgorverminderung hat zur Folge, dass sich die Zelle unter Ausstossung von Wasser so lange verkürzt, bis wiederum das Gleichgewicht zwischen der mit der Contraction abnehmenden Spannung der Haut und der mit der Wasserauspressung zunehmenden Concentration (osmotischen Leistung) des Zellinhaltes hergestellt ist. Darauf wird durch die selbstregulatorische Wiederherstellung des Turgors die Zelle wieder vergrössert und damit zugleich die Hautspannung geschaffen, die bei einer Reizung in Bewegungsenergie umgesetzt wird. Es liegt also ein ähnlicher Antagonismus vor, wie bei einem Kautschukschlauch, der durch das Einpressen von Wasser gedehnt und durch die plötzliche Herabsetzung des Wasserdruckes zu einer Contraction veranlasst wird. Im einen, wie im anderen Falle wird das Wasser durch die zuvor geschaffene elastische Spannung der Wandung herausgetrieben, und thatsächlich genügt die Filtrationsfähigkeit der Zellhaut, um das Wasser so schnell hervortreten zu lassen, wie es zur raschen Ausführung der Reizbewegung eines Staubfadens nothwendig ist (Pfeffer, l. c. p. 124). In der That tritt eine ebenso schnelle Verkürzung der Zellen an einem Längsschnitt aus dem Staubfaden von Centaurea jacea ein, wenn man dafür sorgt, dass die Zellen plötzlich und vollständig mit einer 1 proc. Lösung von Kaliumnitrat in Berührung kommen, durch welche der Turgor ungefähr in demselben Grade erniedrigt wird, wie durch eine Stossreizung.

Da eine Turgorsenkung eine merkliche Verkleinerung der Zelle nur dann verursacht, wenn die Zellwand genügend gedehnt ist (II, 374), so ist es möglich, dass unter Umständen keine sichtbare Reaction eintritt, obgleich der Protoplast ebenso reagirt, wie in den Staubfäden der Cynareen. Ohne Frage ist aber diese Reizbarkeit nicht allgemein ausgebildet, so z. B. auch nicht bei den Staubfäden von Helianthus annuus, die auf Stossreize nicht auffällig reagiren, obgleich im turgescenten Zustand die Zellwandungen in einem erheblichen Grade elastisch verlängert sind (Pfeffer, l. c. p. 107). So lange aber der Turgordruck (der osmotische Druck) nicht aufgehoben ist, bleibt der Protoplast der

1) Pfeffer, l. c. p. 102, 112. — Die Auslösung erfolgt, wie von verschiedenen Autoren constatirt wurde, sowohl bei Berührung der Haare (vgl. Fig. 55), als auch bei Berührung von haarfreien Zellen der Epidermis. [Vgl. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 35.]

Zellwand angepresst, von der er sich auch dann nicht abhebt, wenn bei einer Reizung des Staubfadens von Centaurea die angestrebte Verkürzung mechanisch verhindert wird. Wenn also in gewissen Fällen (z. B. zuweilen bei der Zellverjüngung) der Protoplast von der Zellhaut zurückweicht, so setzt das voraus, dass der von dem Protoplasma ausgehende Centraldruck die osmotische Energie des Zellsaftes überwiegt (I, p. 118). Das muss also auch der Fall sein, wenn, wie es Schütt[1]) und Benecke[2]) fanden, bei Diatomeen durch mechanische und andere Eingriffe eine Contraction des Protoplasten (die Reizplasmolyse) verursacht wird.

Bei Mimosa pudica veranlasst die Reizung ebenfalls eine Turgorsenkung, die aber nur in der einen Hälfte des dorsiventralen Gelenkes eintritt und desshalb in diesem eine Einkrümmung verursacht, durch welche die Blattstiele und die Blättchen in der schon angedeuteten Weise bewegt werden (II, p. 433 und Fig. 48). Da bei dem primären Gelenk (*p* in Fig. 48) — an das wir uns hier halten — nur die untere Hälfte reagirt, so wird durch dessen Reizung die Senkung des primären Blattstieles (*a* und *b* in Fig. 48) herbeigeführt. Die ansehnliche Winkelbewegung des Blattstieles erfordert auch eine ansehnliche Einkrümmung des Gelenkes, die (abgesehen vom Gewicht des Blattes) daraus resultirt, dass sich einmal die gereizten Zellen und Gewebe activ contrahiren, und dass ferner die, durch die Turgorsenkung erschlaffenden Zellen durch die Expansionskraft (die positive Spannung) der oberen Gelenkhälfte so lange comprimirt werden, bis der Gleichgewichtszustand erreicht ist. Durch die allmähliche Wiederherstellung des Turgors in den gereizten Zellen wird dann die Reizkrümmung ausgeglichen, und damit zugleich die an sich passive, obere Gelenkhälfte durch die Arbeitsleistung der unteren Gelenkhälfte in den erhöhten Spannungszustand versetzt, durch den sie bei der Reizkrümmung mitwirkt[3]).

Demgemäss wird, nach der sorgfältigen Entfernung der oberen Gelenkhälfte, durch Erschütterung keine, nach der Entfernung der unteren Gelenkhälfte aber eine abgeschwächte Reizkrümmung hervorgerufen[4]). Da aber die Reizbarkeit durch die operativen Eingriffe sicherlich beeinträchtigt wird, so lässt sich aus

1) F. Schütt, Die Peridineen der Planktonexpedition 1895, p. 110.

2) W. Benecke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 35, p. 554. — Nach Nägeli (Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, p. 13) wird bei Spirogyra, nach Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 303) wird bei Nitella durch mechanischen Druck das Zurückweichen des Protoplasten von der Zellwand verursacht. Ob in diesen Fällen Reizwirkungen oder mechanische Verletzungen vorlagen, muss durch fernere Untersuchungen entschieden werden. Ebenso bedürfen die Beobachtungen Schütt's und Benecke's einer kritischen Nachprüfung.

3) Allgemeines über Bau der Gelenke und die Mechanik der Gelenkbewegungen siehe dieses Buch Bd. II, p. 370, 375 und die dort citirte Literatur. Näheres über den Bau und die Mechanik der Gelenke von Mimosa bei Pfeffer, Physiologische Untersuch. 1873, p. 9; G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze 1890, p. 28; Physiolog. Anatomie II. Aufl. 1896, p. 475 [Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 38]; S. Schwendener 1897, Gesammelte Abhandlungen Bd. II, p. 211. — Ueber den anatomischen Bau und die specielle Bewegung der Blättchengelenke vgl. Schwendener, l. c. p. 236. Ueber die Gewebespannung in den Gelenken siehe diesen Bd. II, p. 69 u. ebenda Fig. 16.

4) Ausführlich sind eigene und fremde Beobachtungen mitgetheilt in meinen Physiolog. Unters. 1873.

dem Verhalten der operirten Gelenke nicht ersehen, in welchem Maasse bei einer Reizkrümmung des intacten Gelenkes die active Contraction der unteren Gelenkhälfte betheiligt ist. Auch ist noch nicht sicher ermittelt, in welchem Grade die verschiedenen Zellen und Gewebe der unteren Gelenkhälfte reizbar sind. Vermuthlich wird die Reizreaction besonders in den das Gefässbündel umgebenden Parenchymzellen ausgeführt. Indess dürfte auch die Epidermis activ thätig sein, deren negative Spannung bei ansehnlicher Reizkrümmung aber in eine positive Spannung übergeht. Aus den Erfahrungen über die Reizleitung (II, § 95), sowie aus der Thatsache, dass die Gelenke auch nach der Entfernung der Epidermis merklich reagiren, folgt, dass die Binnenzellen ohne Vermittlung der Oberhaut gereizt werden können. Indess vermag auch die Epidermis den Reiz zu percipiren[1]). Ferner wird eine Reizreaction durch die alleinige Berührung der am Gelenk befindlichen Haare (vgl. Fig. 48 bei *p*) ausgelöst, die möglicherweise nur durch begünstigte Drucküberträgung (als Stimulatoren im Sinne Haberlandt's) wirken. Uebrigens spricht der Umstand, dass schon eine sanfte Berührung der unteren Gelenkhälfte auslösend wirkt, für die directe Reizempfänglichkeit der Oberhautzellen. Denn gegen die unempfindliche obere Gelenkhälfte muss schon ein erheblicher Druck oder Stoss ausgeübt werden, um die Reizung der unteren Gelenkhälfte zu erzielen.

In dem Gelenke von Mimosa lässt sich zwar die Contraction und die Volumabnahme der Zellen nicht direct messen, jedoch ergiebt sich aus anderen Beobachtungen, dass, analog wie bei den Cynareenstaubfäden, aus den reagirenden Zellen Wasser hervorschiesst, das die Intercellularräume partiell injicirt und in diesen zum Theil in die angrenzenden Gewebe des Blattstieles und des Stengels geleitet wird[2]), möglicherweise auch in geringer Menge in das Gefässbündel übertritt. In wie weit für den Uebertritt von Wasser in das Gefässbündel die Reizleitungen sprechen, werden wir fernerhin hören (II, § 95). Der Austritt von Wasser aus dem Gelenkparenchym kann aber direct wahrgenommen werden, nachdem der Blattstiel durch einen scharfen Schnitt abgetrennt ist. Wird dann, nach dem Aufenthalt in dampfgesättigter Luft, gereizt, so schiesst bei kräftiger Reizkrümmung Wasser aus der Schnittfläche hervor, und bei sorgfältiger Beobachtung sieht man, dass dasselbe zunächst aus den inneren, jedoch nicht aus den innersten Parenchymschichten der unteren Gelenkhälfte kommt. Ein wenig später dringt zuweilen auch etwas Wasser aus den entsprechenden Zellen der oberen Gelenkhälfte hervor (Pfeffer, l. c. p. 32).

Dieses Austreiben von Luft und Wasser macht es verständlich, dass bei einer Reizkrümmung (nach mikrometrischen Messungen) die untere Gelenkhälfte erheblich an Volumen abnimmt, während die sich verlängernde, obere Gelenk-

---

1) Die Untersuchungen von A. Borzì (L'apparato di moto delle Sensitive 1899, p. 17 des Separat. a. Rivista di Scienze Biologiche Bd. IV) sind nicht derart ausgeführt, dass sie die Sensibilitätsvertheilung im Gewebe aufklären könnten. (Vgl. Haberlandt, l. c. 1901, p. 79. Dieser Forscher (p. 88) vermuthet, dass bei Biophytum sensitivum die Haare an den Gelenken direct perceptionsthätig sind.)

2) Damit steht im Einklang, dass G. Bonnier (Revue général d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 512) an einem Manometer, das neben der Insertionsstelle des Gelenkes in den Stengel von Mimosa pudica eingesetzt war, eine geringe Luftdruckschwankung beobachtete, wenn an dem Gelenk eine Reizbewegung ausgelöst wurde.

hälfte ein klein wenig an Volumen zunimmt (Pfeffer l. c. p. 23). Dafür, dass bei diesem Vorgang ein Theil der Luft durch Wasser verdrängt wird, spricht ferner das plötzliche Auftreten einer dunkleren Färbung, eine Veränderung, die man bei partieller Injection mit Wasser und ebenso in der unteren Gelenkhälfte, als Folge der Reizung, auch dann beobachtet, wenn man durch Festhalten des Blattstieles die Ausführung der angestrebten Krümmung verhindert[1]). Das Vorhandensein des communicirenden Intercellularsystemes in den inneren Parenchymschichten (im Schwellgewebe) begünstigt offenbar den schnellen Austritt und die Fortleitung von Wasser, indess ist damit nicht ausgeschlossen, dass auch die äusseren Parenchymschichten mit genügender Schnelligkeit Wasser abgeben können, obgleich zwischen diesen Zellen ein communicirendes Intercellularsystem nicht entwickelt ist[2]). Aus diesen anatomischen Verhältnissen kann man also nicht schliessen, dass die äusseren Gewebeschichten des Gelenkes nicht oder in untergeordneter Weise reactionsthätig sind.

Einen weiteren und wichtigen Beweis dafür, dass die Reizkrümmung durch die Senkung der Turgorenergie verursacht wird, liefert die mit der Reizung verknüpfte Erschlaffung des reagirenden Organes, die ja nur auf der Verminderung der Turgorspannung in den Zellen beruhen kann (II, p. 57, 65). Diese Turgorsenkung ist aber so ansehnlich, dass nach Brücke[3]) der nach der Methode dieses Autors gemessene Ausschlagwinkel in dem gereizten Gelenke von Mimosa pudica 2—3 mal grösser ist, als in dem ungereizten Gelenke. Aehnliche Verhältnisse wurden von Hofmeister[4]) für die Staubfäden der Cynareen constatirt. Hierdurch wird zugleich bewiesen, dass auch bei Mimosa (über Cynareen vgl. II, p. 448) das Hervorpressen des Wassers nicht durch eine active Aenderung der elastischen Eigenschaften der Zellhaut verursacht wird, da die Steigerung des von der Zellhaut ausgehenden Druckes eine Erhöhung der Biegungsfestigkeit der Zelle und der Gewebe bewirken würde. Da aus der zur Aequilibrirung der Reizbewegung nöthigen Gegenwirkung sich ferner ergiebt, dass die Energie, mit der die Reizbewegung in dem Gelenk von Mimosa pudica angestrebt wird, einer Turgorsenkung von 2—5 Atmosphären entspricht[5]), so

1) Pfeffer, l. c. p. 35. Dass diese von Lindsay (1827) beobachtete Farbenänderung nicht bei allen Individuen deutlich eintritt, beruht vielleicht darauf, dass die Luft aus den Intercellularräumen zwar stets nur partiell, unter Umständen aber vielleicht kaum verdrängt wird. Es ist also wohl möglich, dass Schwendener (l. c. p. 212 mit Pflanzen arbeitete, die keine Farbenänderung erkennen liessen. Neuerdings wurde diese Farbenänderung von Macfarlane (Biological lectures 1894, p. 205) an verschiedenen Arten von Mimosa, besonders schön bei Mimosa sensitiva, beobachtet.

2) Pfeffer, l. c. p. 41; Schwendener, l. c. p. 212.

3) E. Brücke, Müller's Archiv f. Physiologie 1848, p. 40. Ueber die Messungsmethode vgl. diesen Band, p. 378. — Warum beim Chloroformiren sowie bei dem Sistiren der Reizbarkeit durch continuirliche Erschütterung im Gelenk eine Zunahme der Biegungsfähigkeit eintritt, ist causal noch nicht aufgehellt. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 65.

4) W. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 311; Pfeffer, l. c. p. 145.

5) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 111. — In Bezug auf die Staubfäden der Cynareen vgl. II, p. 448.

kann auch bei dieser Pflanze die Reizbewegung nicht auf einer activen Contraction des Protoplasten beruhen.

Der Umstand, dass bei der Reizbewegung des Gelenkes von Oxalis acetosella[1]) die Biegungsfestigkeit sinkt, dass ferner an dem durchschnitttenen Staubfaden von Berberis vulgaris[2]) bei der Reizkrümmung, unter günstigen Verhältnissen, Wasser aus der Schnittfläche hervortritt, macht es wahrscheinlich, dass der Reizbewegung dieser Objecte, wie voraussichtlich vielen Stossreizungen (vgl. II, p. 446), dieselbe Zellmechanik zu Grunde liegt, wie bei den Gelenken von Mimosa und den Staubfäden der Cynareen.

§ 92. Fortsetzung.

Mit dem Nachweis, dass die Reizung eine Turgorsenkung verursacht, und dass die Reizbewegung aus dem Zusammenwirken der variabeln Turgorenergie und der constanten Elasticität der Wandungen (bezw. der passiven Gewebe) resultirt, sind die zunächst maassgebenden, mechanischen Factoren präcisirt. Nunmehr ist es Aufgabe, die Ursachen der Turgorsenkung aufzuklären. Da die hierdurch entwickelte Energie nicht durch die active Contraction und Expansion des Protoplasten geliefert werden kann (II, p. 448, 452), so muss es sich in der Hauptsache um eine Variation der osmotischen Energie handeln, die sich unter den obwaltenden Verhältnissen allein oder wesentlich im Zellsaft abspielt[3]). Auf welche Weise diese Senkung des osmotischen Druckes erzielt wird, ist noch unbekannt und kann nur von Fall zu Fall empirisch ermittelt werden. Aus dem schnellen Verlauf der Reaction lässt sich, wie schon früher betont wurde, kein bestimmter Schluss ziehen, da durch eine jede der (II, p. 375) genannten Modalitäten eine plötzliche Senkung der osmotischen Energie herbeiführbar ist, da ferner in jedem Falle die Wasserauspressung eine Druckfiltration ist, deren Verlauf allein von der durch die Turgorsenkung hergestellten Spannung und von der Filtrationsfähigkeit der betreffenden Zellen und Gewebe abhängt[4]).

---

1) Pfeffer, Physiolog. Untersuchung. 1873, p. 74.

2) Pfeffer, l. c. p. 158. — In den Staubfäden von Berberis sind übrigens der Regel nach Intercellularräume vorhanden. Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 326 Anm. 2.

3) Näheres bei Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut und d. Vacuolen 1890, p. 333.

4) Vgl. diesen Band p. 377, und Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 329. An dieser Stelle ist auch hervorgehoben, dass Vines (Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, p. 146) und Gardiner (Annals of Botany 1887/88, Bd. I, p. 366) eine active Contraction des Protoplasmas als Ursache der Reizcontraction annahmen, ohne maassgebende Argumente beizubringen und ohne zu erklären, wie auf diese Weise die ausgelöste hohe Energie entwickelt werden kann. In meiner oben citirten Arbeit (1890) ist ferner darauf hingewiesen, dass die Turgorsenkung voraussichtlich nicht durch eine active Pumpwirkung verursacht wird, welche das Wasser nach Aussen schafft (vgl. Bd. I, p. 253), oder dadurch, dass, analog wie bei gewissen Vacuolen (II, § 139), der Zellsaft durch ein locales Einreissen des Protoplasmas hervorschiesst. Ebenso sei (vgl. Bd. I, p. 121) nochmals betont, dass, so lange die Diosmose von gelösten Stoffen nicht eintritt, durch eine Erhöhung der Filtrationsfähigkeit des Plasmas oder der Zellhaut keine Turgorsenkung zu Stande kommt (I, p. 121).

Bis dahin ist es nicht gelungen, durch sichtbare Veränderungen in der Zelle, Anhaltspunkte für die Aufklärung der durch die Reizung ausgelösten Processe zu gewinnen. Bei den Staubfäden der Cynareen wird durch die Reizung nicht einmal die Plasmaströmung gestört, gleichviel, ob die Contraction der gereizten Zelle stattfindet oder mechanisch verhindert ist[1]. Falls aber sichtbare Reactionen eintreten, so muss natürlich immer entschieden werden, ob diese Vorgänge direct oder indirect durch die Stossreizung, oder ob sie durch andere, gleichzeitige Auslösungen veranlasst werden. So hängen augenscheinlich die weiterhin (II, § 94) zu besprechenden Veränderungen in den gereizten Zellen von Drosera und Dionaea ganz oder theilweise mit der secretorischen Thätigkeit zusammen. Auch ist es selbstverständlich, dass durch sichtbare Veränderungen in der Gestaltung des Protoplasten, in der Lage der Chloroplasten u. s. w. (die durch verschiedene Eingriffe, auch ohne eine Modification des Turgors, verursacht werden), noch nicht die Ursache der Turgorsenkung und der Reizcontraction angezeigt wird[2]. Das ist auch dann nicht der Fall, wenn bei gewissen Pflanzen durch die Reizung eine Abhebung des Protoplasten von der Zellwand veranlasst werden sollte (II, p. 450)[3].

Eine bessere Kenntniss der motorischen Vorgänge wird wohl auch einige Einsicht in die sensorischen Processe gewähren, oder wenigstens in die Verkettung dieser mit den motorischen Vorgängen. Derzeit ist über die sensorischen Processe nichts Bestimmtes bekannt, wenn man auch, wie bei anderen Auslösungen, berechtigt ist, anzunehmen, dass die Perception im lebendigen Protoplasma vor sich geht. Im allgemeinen kann man aber auf Grund der empirischen Erfahrungen sagen, dass der mechanische Reiz in der sensibeln Pflanze den explosionsartigen Zerfall einer labilen Constellation veranlasst, durch den plötzlich die Spannungsenergie ausgelöst wird, deren Herstellung und Wiederherstellung unabhängig von den sensorischen und auslösenden Processen ist. Denn letzteres ergiebt sich daraus, dass sich die Organe auch dann in die Ausgangslage zurück-

---

1) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 138; Bot. Zeitung 1875, p. 290, Anmerkung.

2) Die angedeuteten Principien sind z. B. auch nicht in zureichendem Maasse bei den Untersuchungen A. Borzi's (L'apparato di moto delle Sensitive, Rivista di Scienze Biologiche 1899) beachtet. Ebenso z. B. nicht in den Studien von G. Chauveaud (Compt. rend. 1894, Bd. 119, p. 103) und Heckel (vgl. die Kritik dieser Arbeit in Bot. Ztg. 1875, p. 289 u. 1876, p. 9) an den Staubfäden von Berberis. Uebrigens hat Heckel zum Theil die durch Plasmolyse oder Tödtung erzielten Artefakte als Reizerfolge angesprochen.

3) Bis jetzt ist auch die Veränderung der elektrischen Ströme, sowie die Wärmetönung in der Pflanze noch nicht ausgenutzt, um Aufschluss über die Reizvorgänge zu erhalten. Was über elektrische Ströme bekannt ist, wird in II, § 161—162 mitgetheilt. Auch sei hier nur die Thatsache erwähnt, dass nach P. Bert (Mémoir. d. l'Academ. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 43; Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 895) das primäre Gelenk bei Mimosa pudica etwas kühler als der Blattstiel und der Stengel ist und dieses auch bei einer Reizbewegung bleibt, obgleich dabei eine kleine Temperaturerhöhung des Gelenkes eintritt. Die bezüglichen Temperaturbestimmungen wurden mittelst thermoelektrischer Nadel und Multiplicator ausgeführt (vgl. § 136). — Nach G. Kraus (Wasservertheilung i. d. Pflanze 1880, II, p. 68) nimmt beim Schütteln von wachsenden Sprossen der Zuckergehalt in denselben zu, während der Säuregehalt häufig abnimmt. Bei Nachuntersuchungen, die ich durch Herrn Niklewski ausführen liess, wurde aber keine Zunahme des Zuckers gefunden.

begeben, wenn die Wiedergewinnung der Sensibilität durch Chloroformiren, dauernde Erschütterungen u. s. w. (II, p. 443) sistirt ist. Der allmähliche Wiedergewinn der Sensibilität nach der Herstellung normaler Bedingungen beweist zugleich, dass etwas Neues hinzukommt, ohne dass wir sagen können, ob es sich um die Schaffung eines auf Stoss explosionsartig zerfallenden Stoffes oder Baues, oder um andere Vorgänge handelt[1]). Uebrigens ist in vielen Reizvorgängen eine Unterdrückung der Sensibilität, bei Fortbestehen der Actionsfähigkeit, möglich (II, § 121, 122), und es scheint, dass in der Regel die Empfindlichkeit für Stossreize leichter aufgehoben wird, als die Empfindlichkeit gegen andere Reize (II, § 105)[2]).

Historisches. Die obige Darlegung des Zellmechanismus bei den Reizbewegungen des Gelenkes von Mimosa und der Staubfäden der Cynareen basirt auf meinen Physiologischen Untersuchungen (1873) und einigen Ergänzungen, die durch meine Osmotischen Untersuchungen (1877, p. 188) ermöglicht wurden[3]). Denn wenn auch Brücke[4]) in seinen bahnbrechenden Untersuchungen die Reizkrümmungen von Mimosa pudica als eine Folge der mit Wasseraustritt verbundenen Erschlaffung der reizbaren Gelenkhälfte erkannt hatte, so ging doch dieser Forscher auf die Zellmechanik nicht näher ein, und es blieb somit unentschieden, ob die durch die Reizung verursachte Veränderung in dem Zellinhalt oder in der Zellhaut zu suchen sei. Weiterhin finden wir dann bei Cohn[5]) und bei Unger[6]) die irrige Annahme, die Reizbewegung der Staubfäden der Cynareen komme durch eine Formänderung der Zellen, ohne Wasseraustritt, zu Stande. Dabei neigt Cohn zu der Ansicht, dass die Bewegung auf einer activen Contraction des Protoplasmas beruhe, eine Ansicht, die später auch von Vines und Gardiner vertreten wurde (vgl. II, p. 453 Anm.). Dagegen sieht Hofmeister[7]), gestützt auf unrichtige und unklare Argumentationen, die Zellhaut als den reizbaren Theil an.

Die allmähliche Entwickelung der Erkenntniss, dass und wie die Krümmung in dem Gelenk von Mimosa pudica durch den Antagonismus der Gelenkhälften zu Stande kommt, ist in meinen Physiologischen Untersuchungen (p. 3) geschildert. Erwähnt sei nur, dass Lindsay (1790) die Senkung des Hauptblattstieles auf die Expansion der oberen Gelenkhälfte schob, während Burnett und

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 143; Osmotische Untersuchung. 1877, p. 192. An der letztgenannten Stelle ist auch mitgetheilt, dass ein Versuch, die Staubfäden der Cynareen durch Tonschwingungen zu reizen, keinen Erfolg hatte.

2) An Schnitten aus den Staubfäden der Cynareen oder aus dem Gelenk von Mimosa pudica stellt sich die Reizbarkeit nicht wieder ein.

3) Aeltere Anschauungen, dass die Spiralgefässe die contractilen Theile seien u. s. w., sind in meinen Physiol. Unters. p. 1 angeführt. Den Versuch, die Reizbewegungen von Mimosa pudica mechanisch zu erklären, machte schon Ray, in Historia plantarum 1686, p. 1. Einige Experimente mit dieser Pflanze führte auch Hooke aus (Micrographia 1767, p. 119). Vgl. auch Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 579.

4) E. Brücke, Archiv f. Physiologie 1848, p. 443. Abgedruckt in Ostwald's Klassikern Nr. 95.

5) Cohn, Abhandlg. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 28. Fernerhin verglich Cohn die contractilen Zellen einfach mit dem Muskel (Zeitschr. f. wiss. Zoologie von Siebold u. Kölliker 1863, Bd. 12, p. 366).

6) Unger, Bot. Ztg. 1862, p. 112; 1863, p. 350.

7) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 300. Vgl. ferner Flora 1862, p. 502 u. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 6, 128.

Mayo[1]) zwar erkannten, dass nur die untere Gelenkhälfte reizbar ist, indess den Mechanismus nicht allseitig correct auffassten. Nachdem dann allmählich durch Dutrochet, Treviranus, Mohl bestimmtere Vorstellungen über die Spannung des Schwellparenchyms gegen das Gefässbündel angebahnt waren, stellte Brücke (l. c.) fest, dass die Einkrümmung durch die Erschlaffung des Parenchyms der reizbaren Gelenkhälfte verursacht wird[2]).

Auf die verschiedene Ausbildung und Abstufung der Reizbarkeit an den Blättern von Mimoseen, Papilionaceen, Oxalideen u. s. w. wurde schon II, p. 434 hingewiesen[3]). Es sei desshalb nur kurz erwähnt, dass eine schwache Erschütterungsreizbarkeit der Blättchen bereits von Meyen[4]) bei Gleditschia triacantha, von Mohl[5]) bei Robinia pseudacacia, viscosa, hispida beobachtet wurde. Bei verschiedenen Pflanzen sind auch schon die Cotyledonen reizbar, wie A. P. de Candolle[6]) für Mimosa pudica, Ch. Darwin[7]) für Oxalis sensitiva, Smithia sensitiva und einige Arten des Genus Cassia constatirte.

Dionaea und Aldrovandia. Bei der Reizung des Blattes von Dionaea muscipula erfolgt ein plötzliches Zusammenschlagen der beiden Blatthälften, die zugleich etwas hohl werden, so dass die Randstacheln wie Schneidezähne ineinander greifen (vgl. Fig. 53, II, p. 435)[8]). Abgesehen von der Marginalzone scheint das ganze Blatt bei der Krümmungsbewegung activ betheiligt zu sein. Nach Batalin's Messungen soll die ansehnlichste Krümmung in einer dem Mittelnerv parallelen Zone vor sich gehen und die Mittelrippe wenig oder gar nicht bei der Bewegung betheiligt sein, während nach Ch. Darwin (l. c. p. 286) in der Mittelrippe eine ansehnliche Bewegung stattfindet. Die Bewegung wird nach Batalin (l. c. p. 110) wesentlich durch Wachsthum vermittelt; jedoch ist noch nicht entschieden, ob sich in dieser Hinsicht junge und alte Blätter gleich verhalten. Ferner ist durch die Beobachtungen und Discussionen von Ch. Darwin und Munk noch nicht erledigt, ob den Bewegungen von Dionaea ganz oder theilweise ein ähnlicher Zellmechanismus zu Grunde liegt, wie den Bewegungen in den Blattgelenken von Mimosa pudica.

Analog wie bei Mimosa ist die ganze Innenseite des Blattes reizbar, indess kommt den Borstenhaaren (Fühlhaaren, Fühlborsten), die sich in Dreizahl auf

---

1) Burnett u. Mayo, Quarterly Journal of Science, Literat. and Arts 1827, Bd. 24, p. 79; 1828, Bd. 25, p. 434.

2) Erwähnt sei nur, dass ohne Bedeutung eine ausgedehnte Arbeit von D. D. Cunningham (Annals of Royal Botanic. Garden Calcutta 1895, Bd. 6, P. I) ist, in welcher sogar angezweifelt wird, dass es sich bei Mimosa pudica um Reizbewegungen handelt.

3) Aufzählungen von reizbaren Pflanzen bei A. Hansgirg, Physiologische und Phycophytolog. Unters. 1893, p. 118; Neue Unters. üb. d. Gamo- und Karpotropismus 1896, p. 102 (Sep. a. Sitzungsb. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.). Eine Liste von zahlreichen reizbaren Pflanzen findet sich auch schon bei Dassen, in Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte 1838, Bd. I, p. 347; Meyen, Physiologie 1839, Bd. 3, p. 539.

4) Meyen, l. c. p. 540.

5) H. Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 372.

6) A. P. de Candolle, Physiologie, übers. v. Röper 1835, Bd. 2, p. 647.

7) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, p. 105, 107.

8) Näheres bei: Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 258; Munk, Die elektrischen- und Bewegungserscheinungen am Blatte von Dionaea muscipula 1876, p. 97; Batalin, Flora, 1877, p. 105; Burdon-Sanderson, Proceedings of the Royal Society 1877, Bd. 25, p. 411; Philosophic. Transact. 1882, p. 48 d. Separat.; Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderung 1891, II, p. 68; 1893, II, p. 201; M. Macfarlane, Contributions from the Biological Laboratory of Pennsylvania 1892, Bd. I, p. 7; Biological Lectures 1894, p. 187. [Siehe besonders Haberlandt, Sinnesorgane 1901, p. 108.]

jeder Blatthälfte finden (vgl. Fig. 53), eine sehr bevorzugte Sensibilität zu. Nach Munk (l. c. p. 103) soll dieses allein dadurch bedingt sein, dass vermöge des Aufbaues ein auf das Haar ausgeübter Druck besonders stark auf das angrenzende reizbare Blattparenchym wirkt. Indess sind offenbar auch die Zellen in der Basis des Haares sensibel und reactionsfähig, da sie bei einer Reizung zu erschlaffen scheinen[1]). Eine solche Erschlaffung kann auch nur vortheilhaft sein, um in dem gelenkartigen Basaltheil das Ausbiegen des Haares zu begünstigen, das nöthig ist, um das ungehinderte Zusammenschlagen des Blattes zu gestatten.

Das Blatt ist zwar nicht so empfindlich, dass durch den Aufschlag eines Wassertropfens immer eine Reizung erfolgte (Ch. Darwin, l. c. p. 273), die indess nach Munk durch einen kräftigen Wasserstrahl und ferner nach meinen[2]) Erfahrungen durch die Berührung mit einem feuchten Gelatinestab ausgelöst wird (vgl. II, p. 435). Das Blatt reagirt also auf Stossreize, jedoch ist noch nicht untersucht, ob demselben zugleich eine Tastreizbarkeit zukommt. — Ueber die Auslösung durch Summation von Berührungen vgl. II, p. 412. Ueber die elektrischen Vorgänge bei der Reizung siehe II, § 162.

Bei Aldrovandia vesiculosa ist der Bewegungsmechanismus augenscheinlich ähnlich wie bei Dionaea, und auch bei dieser Pflanze scheint die Reizbewegung besonders leicht durch die Berührung der auf der Innenseite des Blattes befindlichen Haare ausgelöst zu werden. Die Blätter dieser Pflanze öffnen sich nur bei höherer Temperatur, sind dann aber schon durch eine leichte Berührung zu einer Reizreaction zu bringen. Näheres ist zu ersehen bei Stein, Bot. Zeitung 1874, p. 389; Cohn, Beiträge z. Biolog. 1875, I, Heft 3, p. 71; Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 290; Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1893, II, p. 70; Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie II. Aufl., 1896, p. 480; Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 375. [Siehe besonders Haberlandt, Sinnesorgane etc. 1901, p. 103.]

Staubfäden. Alle Cynareen scheinen mehr oder weniger reizbare Filamente zu besitzen, die aber auch bei einzelnen Arten aus anderen Abtheilungen der Compositen vorkommen, z. B. bei Cichorium intybus und Telekia speciosa. Jedoch sind, wie schon (II, p. 449) bemerkt wurde, nicht alle diejenigen Staubfäden zu einer merklichen Reizbewegung befähigt, die mit sehr dehnbaren Wandungen ausgestattet sind[3]).

Von anderen Staubfäden schliessen sich, wie schon (II, p. 453) erwähnt, die von Berberis[4]) und Mahonia dem Bewegungsmechanismus von Mimosa pudica

---

1) Die Zellen in der Spitze des Haares sind nicht empfindlich, da man dieselben nach Munk (l. c. p. 103) wegschneiden kann, ohne dass eine Reizung erfolgt. Ueber den Bau dieser Haare vgl. Haberlandt, Physiolog. Anatom. II. Aufl. 1896, p. 481 [u. Sinnesorgane l. c.].

2) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 518.

3) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 151, 107. — Eine ausführliche Aufzählung bei A. Hansgirg, Physiol. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 141; Neue Untersuch. üb. d. Gamo- u. Karpotropismus 1896, p. 106 (Sep. a. Sitzungsb. d. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften).

4) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 127, 158. Weiterhin (Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 326 Anm.) habe ich dann hervorgehoben, dass sich in dem actionsthätigen Gewebe normalerweise Intercellularräume finden. In diesem Buche Bd. II, p. 454, Anm. ist ferner auf die sichtbaren Veränderungen im Zellinhalt hingewiesen, die nach Heckel und Chauveaud bei einer Reizung eintreten sollen. — Eine Literaturzusammenstellung bei A. Usteri, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 84, p. 228.

an. Auch bei den Staubfäden[1]) anderer Pflanzen, die sich nach einer Berührung entweder dem Griffel nähern oder sich von demselben entfernen, handelt es sich augenscheinlich um Stossreizbarkeit[2]). Offenbar wird es durch den anatomischen Bau und die Vertheilung der reizbaren Gewebe bewirkt, dass sich die Staubfäden von Helianthemum und anderen Cistineen, sowie die von Mesembryanthemum bei jeder Reizung in einer bestimmten Ebene bewegen, während bei den Filamenten von Opuntia und Cereus, sowie in geringerem Grade bei den Staubfäden von Sparmannia und anderen Tiliaceen und Portulaceen, eine Berührung der Seitenfläche, neben der Einwärts- oder Auswärtskrümmung, eine gewisse Beugung nach der gereizten Flanke veranlasst.

Reizbare Narben, die bei einer Berührung zusammenschlagen, besitzen z. B. Mimulus, Martynia, Bignonia, Goldfussia[3]). Ein Griffel, in dem durch eine Berührung eine Krümmungsreizung ausgelöst wird, ist für Glossostigma elatinoides[4]) und für Arctotis[5]) bekannt.

Für alle diese reizbaren Staubgefässe (abgesehen von Berberis), Narben, Griffel, sowie für die reizbaren Lippen der Blüthe einiger Orchideen[6]), ist nicht einmal ermittelt, ob die Bewegung durch Wachsthum oder elastische Contraction ausgeführt wird. Es lässt sich also nicht bestimmt sagen, ob und in wie weit die Zellmechanik mit den Vorgängen in den Staubfäden der Cynareen und der Gelenke von Mimosa übereinstimmt. (Ueber Reizleitungen vgl. II, § 95.)

Auf die Schnellbewegungen bei Stylidium und einigen anderen Objecten, welche einfach durch die Beseitigung der mechanischen Hemmung veranlasst werden, ist bereits II, p. 384 hingewiesen. Eine Anzahl hierhergehöriger Beispiele ist auch bei Hansgirg, l. c. 1893, p. 149 zusammengestellt.

§ 93. Bewegungen durch Tastreizung.

Nachdem das Wesen, die Bedeutung und Verbreitung der Tastreizbarkeit allgemein behandelt ist, sind im Folgenden nur einige Ergänzungen und Erweiterungen nachzutragen[7]). Dabei haben wir aber nicht auf die Rankenkletterer, diese ausgezeichneten Beispiele für Tastreizbarkeit, einzugehen, die schon ausführlich besprochen wurden (II, § 86—88). Bei dieser Gelegenheit ist bereits auf die specifisch verschiedene Ausbildung der Tastreizbarkeit hingewiesen, die

Nach Haberlandt (l. c. 1901, p. 24) ist bei den Staubfäden von Berberis und Mahonia besonders die papillöse Partie der Innenseite sensibel.

1) Thatsachen und Literatur sind mitgetheilt bei A. Hansgirg, l. c. 1893 und 1896: Beihefte zum Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 273. [Haberlandt, l. c. 1901, p. 17, 21, 32, 46, 51.]

2) Vgl. auch Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 518.

3) Weitere Beispiele sind bei Hansgirg, l. c. 1893 u. 1896 namhaft gemacht. Vgl. ferner W. Oliver, Ber. d. bot. Gesellsch. 1887, p. 112; M. Miyoshi, Journal of the College of Science Japan 1891, Bd. 4, p. 205. [Haberlandt, l. c. 1901, p. 55, 58.] Nach W. Burk (Bot. Centralb. 1902, Bd. 89, p. 645) sollen sich die Narben von Mimulus und Torenia bei Bestäuben mit Pollen nur dann schliessen, wenn durch den schwellenden Pollen zugleich Wasser entzogen wird.

4) Citirt bei Hansgirg, l. c. 1893, p. 149.

5) R. v. Minden, Flora 1901, p. 238. [Haberlandt, l. c. 1901, p. 60.]

6) Vgl. II, p. 435. Weitere Lit. bei Oliver und bei Hansgirg, l. c. 1893, p. 150.

7) Ueber Tastreizungen, die nicht eine Krümmung, sondern anders geartete Reactionen veranlassen, vgl. Bd. II, p. 150.

zumeist so zurücktritt, dass sie bei den wachsenden Stengel- und Blattorganen in der Regel nicht nachweisbar ist (vgl. II, p. 439). Ebenso geht nach Newcombe[1]) den Keimwurzeln die thigmotropische Empfindlichkeit ab, da die schwachen Krümmungen, welche Sachs[2]) beobachtete, als er auf die wachsthumsthätige Region eine kräftige Berührung oder Reibung wirken liess, traumatischer Natur sind. Da aber die zum Klettern bestimmten Wurzelranken von Vanilla und einigen anderen Pflanzen ausgesprochen thigmotropisch sind (II, p. 416), so ist wohl zu erwarten, dass eine schwache Contactreizbarkeit auch noch bei einzelnen anderen Wurzeln gefunden wird.

Eine ausgesprochene Contactreizbarkeit besitzt ferner der Sporangiumträger von Phycomyces nitens, an dem sich bei einseitiger Berührung der wachsenden Spitze zuweilen schon nach einigen Minuten der Beginn einer Reizkrümmung einstellt, die nur in der wachsthumsthätigen Region ausgeführt wird[3]). Da nun bei diesem einzelligen Gebilde eine Reaction nicht durch eine Berührung ausgelöst wird, die unmittelbar unterhalb der wachsenden Region angreift, so muss entweder die Perception auf die wachsende Spitze beschränkt oder die Befähigung zu einer nennenswerthen Fortpflanzung der ausgelösten Reizung nicht vorhanden sein. Uebrigens ist in den Rhizoiden dieses Pilzes die Contactreizbarkeit nicht ausgebildet. Aehnlich wie Phycomyces verhalten sich Mucor mucedo, stolonifer u. s. w. Dagegen wird bei dem Conidienträger von Aspergillus, Penicillium u. s. w., sowie bei Pollenschläuchen[4]), wie es scheint auch bei Wurzelhaaren[5]), durch Berührung keine merkliche Krümmungsbewegung hervorgerufen.

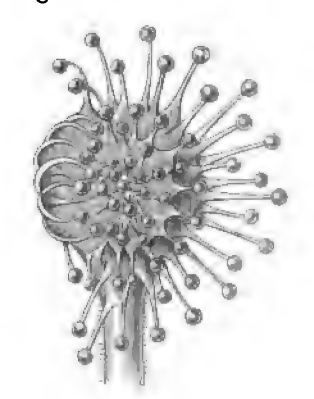


Fig. 56. Blatt von Drosera rotundifolia, an dem die Tentakeln der einen Seite eine Reizkrümmung ausführen (vergrössert).

1) F. C. Newcombe, nach brieflichen Mittheilungen und der inzwischen erschienenen Publikation in Beiheft. zum Botan. Centralblatt 1902, Bd. 12, p. 242.

2) J. Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 437; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 132. — Irrthümlicherweise wurde von Ch. Darwin (l. c. p. 109—171) der Wurzelspitze eine specifische Contactreizbarkeit zugeschrieben, durch die ein Hinwegkrümmen von dem berührenden Körper veranlasst werden sollte. Dass diese Krümmung aber durch Verletzung der Wurzelspitze, also durch einen traumatischen Reiz, ausgelöst wird, ist aus II, § 117 zu ersehen.

3) Errera, Bot. Ztg. 1884, p. 653; Wortmann, Bot. Ztg. 1887, p. 803; Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens 1901, p. 19. Dass nur feste Körper reizend wirken, wurde von Wortmann constatirt. — Ueber die Wachsthumsvertheilung und die Entwickelungsperiode von Phycomyces nitens vgl. Bd. II, p. 12. Die grösste Reactionsfähigkeit besteht in der Streckungsperiode. Jedoch auch vor der Bildung des Sporangiums ist eine schwächere Reactionsfähigkeit vorhanden, die während der Formirung des Sporangiums zugleich mit dem Wachsthum sistirt wird. [Vgl. auch Trzebinski, dieses Buch Bd. II, p. 428 Anm.]

4) Kny, Sitzungsber. d. Bot. Vereins v. Brandenburg 12. Juni 1881; Dietz, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1888, Bd. II, p. 482; Miyoshi, Flora 1894, p. 86.

5) Ueber die Verwachsung mit Bodentheilen vgl. Bd. I, p. 147. Ueber die Bildung von Haftorganen bei Pilzen etc. in Folge eines Contactreizes siehe Bd. II, p. 151.

Während bei den genannten Pflanzen die Reaction an der direct berührten Stelle eintritt, sind die Tentakeln des Blattes von Drosera rotundifolia (Fig. 56), longifolia, intermedia und einigen anderen Arten ein ausgezeichnetes Beispiel für die räumliche Trennung von Perception und Action (I, p. 13; II, § 120)[1]. Denn der Tastreiz und ebenso der chemische Reiz (II, § 94) werden nur in dem Drüsenköpfchen percipirt, die ausgelöste Krümmungsbewegung aber wird in dem basalen und mittleren Theil des Stieles ausgeführt. Beide Reizungen wirken häufig zusammen, z. B. dann, wenn ein Insect auf das Blatt geräth (I, p. 364). In Hinsicht auf den gleichen Reactionserfolg soll an dieser Stelle auch schon einige Rücksicht auf die chemischen Reizwirkungen genommen werden. Da die chemischen Reize im allgemeinen energischer und nachhaltiger wirken, als die mechanischen Reize, so erfolgt bei Fortdauer einer mässigen Tastreizung leichter ein partieller Rückgang der Krümmung[2], als bei Fortdauer der chemischen Reizung. So erklärt es sich, dass die völlige Einkrümmung der Tentakeln bei Reizung durch ein Glasstückchen nur einige bis 24 Stunden, bei Reizung durch ein Insect unter Umständen aber 1 bis einige Wochen, d. h. so lange anhält, bis mit dem Verdauen des Insectes die Aufnahme der Verdauungsproducte und damit die chemische Reizung aufhört[3].

Die Beschränkung der Perceptionsfähigkeit auf das Köpfchen und die zunächst angrenzende Zone ergiebt sich, wie Ch. Darwin (l. c. p. 208, 249) nachwies, daraus, dass eine Krümmungsreaction ausgelöst wird, wenn der mechanische oder chemische Angriff gegen das Köpfchen, nicht aber, wenn er gegen den Tentakelstiel oder gegen die Blattlamina gerichtet ist. Demgemäss kann ein Tentakel nach Wegschneiden seines Köpfchens nicht mehr direct, wohl aber indirect gereizt werden. Denn von dem mechanisch oder chemisch gereizten Köpfchen strahlt ein Impuls aus, der nicht nur in dem tragenden Tentakel eine Reaction hervorruft, sondern auch durch Vermittlung der Blattlamina auf andere Tentakeln fortgepflanzt wird und in diesen eine Reizkrümmung auslöst. Diese tritt auch in dem decapitirten Tentakel ein, der somit die Perceptionsfähigkeit, aber nicht die Actionsfähigkeit einbüsste (Darwin, l. c. p. 208, 249).

Die Perceptionsfähigkeit kommt auch den auf der Blattmitte befindlichen kleinen Tentakeln zu, die keine Krümmungsreaction ausführen, aber durch Fortleitung des Reizes bewirken, dass sich alle, auch die randständigen, grössten Tentakeln, nach der Mitte des Blattes hin krümmen. Diese bestimmte Krümmungsrichtung, die ebenso nach der Reizung des eigenen Köpfchens eintritt, ist durch die physiologische Dorsiventralität des Stieles bedingt, die indess nicht verhindert, dass sich ein Tentakel zugleich etwas seitlich krümmt, wenn auf

1) Näheres bei Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1873; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 511. Anatomisches bei Haberlandt, Physiolog. Anatom. II. Aufl., 1896, p. 397; O. Rosenberg, Physiologisch-Cytologische Unters. über Drosera rotundifolia 1899, p. 42. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 94.]

2) Vgl. II, p. 365; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. I, p. 514.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 8, 22, 117; Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen 1893, II, p. 203.

ihn von einem danebenstehenden Tentakel ein auslösender und zugleich dirigirender (orientirender) Impuls ausgeübt wird. Durch die Abstufung der Intensität und der Dauer des mechanischen oder chemischen Reizes kann man natürlich erreichen, dass die Reaction auf den direct gereizten Tentakel beschränkt bleibt, oder sich auf die benachbarten Tentakeln (vgl. Fig. 56) oder auf alle ausdehnt. Bei stärkerer, besonders bei chemischer Reizung wird ferner in der Blattlamina eine Bewegung ausgelöst, die zur Folge hat, dass das Blatt von Drosera rotundifolia mehr oder weniger concav wird, und dass das längliche Blatt von Drosera longifolia und indermedia sich nach der Oberseite hin einkrümmt, und zwar unter Umständen so weit, dass es ein gefangenes Insect hakenförmig umfasst.

Die Reizbewegungen der Tentakeln und der Lamina von Drosera rotundifolia wurden von Roth[1]) entdeckt. Nachdem dann Nitschke[2]) eine der Hauptsache nach richtige Darstellung der Bewegungserscheinungen und ihrer Ausbreitung auf die nicht direct gereizten Theile gegeben hatte, wurden unsere Kenntnisse durch die ausgedehnten und ausgezeichneten Untersuchungen von Ch. Darwin (l. c.) im hohen Grade vertieft und erweitert. Durch diesen Forscher wurden unter anderm auch die Localisirung der Perception auf das Köpfchen, sowie viele andere wichtige Thatsachen ermittelt, von denen einige in II, § 94 zur Sprache kommen (vgl. auch I, p. 364). Aus meinen Untersuchungen (l. c.) ergab sich ferner, dass dem Tentakelköpfchen Tastreizbarkeit zukommt. Uebrigens hatte schon Darwin gesehen, dass der Aufschlag eines Wassertropfens nicht, und dass ein fester Körper nur dann als Reiz wirkt, wenn er durch den Drüsenschleim bis zur directen Berührung des Köpfchens vordringt.

Die Empfindlichkeit für Tastreize ist nach dem Entwickelungsstadium u. s. w. sehr verschieden, erreicht aber im günstigsten Fall beinahe die der sensibelsten Ranken (II, p. 423), da Darwin (l. c. p. 24) bei Drosera rotundifolia einen merklichen Erfolg durch ein 0,000822 mgr schweres Haarstückchen erzielte. Während eine einzelne Berührung kaum Erfolg hat, kann durch wiederholte, kräftige Berührungen bewirkt werden, dass die Krümmung nach 10—20 Sec. deutlich ist, und dass das Drüsenköpfchen der Randtentakeln nach 10—20 Min. der Blattmitte angepresst ist (Darwin, l. c. p. 10).

Erwähnt sei noch, dass bei Pinguicula vulgaris, alpina u. s. w.[3]) durch mechanische und chemische Reize eine Einkrümmung der Lamina veranlasst wird, die sich von der direct gereizten Stelle aus auf eine gewisse Distanz ausbreitet. Indess ist das Blatt von Pinguicula nur mässig sensibel, und es ist auch noch nicht entschieden, ob der Reiz von der Lamina oder von den Köpfchen der zahlreichen, kleinen Drüsenhaare percipirt wird.

Mechanische Ausführung. Dass die Reizkrümmung der Ranken eine Wachsthumsbewegung ist und mit einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung verknüpft ist, wurde früher mitgetheilt (II, p. 428). Ebenso wird die Reizkrümmung der Mucorineen durch Wachsthum vermittelt. Nach den allerdings nicht völlig beweisenden Messungen Batalin's[4]) gilt Gleiches für Drosera,

---

1) Roth, Beiträge z. Botanik 1782, Th. I, p. 60.

2) Nitschke, Bot. Ztg. 1860, p. 229.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 332; Pfeffer, l. c. p. 516. Vgl. auch Klein, Cohn's Beitr. z. Biologie 1883, Bd. 3, p. 163; Goebel, l. c. p. 186.

4) Batalin, Flora 1877, p. 39. Nach diesen Messungen scheint eine Wachsthumsbeschleunigung einzutreten.

und dafür spricht auch die Beobachtung von Correns[1]), dass die Reizkrümmung der Tentakeln bei plötzlicher Tödtung durch heisses Wasser nicht ausgeglichen wird. Ob auch bei diesen Objecten durch die Reizung eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung veranlasst wird, können nur directe Messungen entscheiden.

Wie bei den Ranken ist auch bei den anderen Objecten über die vermittelnde Wachsthumsmechanik nichts Bestimmtes bekannt. Die Annahme von de Vries[2]), die Krümmung werde durch eine zunächst elastische Turgordehnung verursacht, ist für die Tentakeln von Drosera ebensowenig zutreffend wie für die Ranken und wird durch das erwähnte Verhalten bei plötzlicher Tödtung durch Hitze direct widerlegt. Ohnehin kann die Krümmungsbewegung des einzelligen Phycomyces nicht auf einer Turgorsteigerung beruhen.

§ 94. Chemonastische Reizbewegungen.

Es wurde schon hervorgehoben, dass die Gesammtthätigkeit, sowie im speciellen die Wachsthumsthätigkeit der Pflanze, in der mannigfachsten Weise von chemischen Agentien abhängig ist und beeinflusst wird, und dass vermuthlich gerade chemische Reize eine hervorragende Rolle bei der selbstregulatorischen Lenkung des Innengetriebes, somit auch der autonomen Bewegungen, spielen (II, § 30, 51.) Ausserdem werden wir fernerhin (II, § 115, 149) in den chemotropischen Bewegungen ausgezeichnete Beispiele für orientirende chemische Reizwirkungen kennen lernen. An dieser Stelle halten wir uns aber allein an solche Krümmungsbewegungen, die durch eine diffuse, chemische Reizwirkung veranlasst werden. Da durch diese eine gewisse Krümmung stets verursacht wird, sobald bei einer Veränderung der chemischen Aussenbedingungen eines dorsiventralen Organs das Wachsthum der antagonistischen Hälften in ungleichem Grade beeinflusst wird, so werden sicherlich in vielen Fällen schwache chemonastische Bewegungen eintreten (vgl. II, p. 83). Diese sind allerdings, ebenso wie z. B. die thermonastischen Reactionen (II, § 99), zumeist so gering, dass sie nicht auffallen. Jedoch wird z. B. durch Chloroform eine merkliche Krümmungsbewegung in den Blattgelenken von Mimosa pudica[3]) und ebenso in den Ranken[4]) veranlasst, die auch bei Behandlung mit verdünnter Jodlösung reagiren. Ferner ruft eine genügende Verdünnung der Luft bei den Blättchen von Mimosa pudica und bei der Narbe von Mimulus eine gewisse Verschiebung der Gleichgewichtslage hervor[5]).

In ausgezeichneter Weise ist aber die chemonastische Reactionsfähigkeit bei

1) Correns, Flora 1892, p. 126.

2) H. de Vries, Bot. Ztg. 1886, p. 5.

3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 64. Gleichzeitig nimmt im Gelenke die Biegungsfähigkeit zu, vgl. Bd. II, p. 452 Anm.

4) Correns, Bot. Ztg. 1896, p. 16. Nach diesem Forscher rufen auch Ammoniakdämpfe eine gewisse Einkrümmung der Ranken hervor.

5) Correns, Flora 1892, p. 97, 146, 148. Ueber Mimosa vgl. auch G. Bonnier, Revue général d. Botanique 1892, Bd. 4, p. 525.

gewissen insectenfressenden Pflanzen ausgebildet, und zwar wird, soweit bekannt, in den mechanisch reizbaren Organen auch durch bestimmte Stoffe (Eiweissstoffe, Ammoniaksalze, Phosphate u. s. w.) eine Krümmungsbewegung ausgelöst. Diese chemonastische Bewegung verläuft bei den Blatttentakeln von Drosera und bei dem Blatte von Pinguicula ähnlich wie eine Tastreizung (II, p. 460). Dagegen wird bei Dionaea durch einen Stossreiz ein plötzliches Zusammenschlagen der Blattlappen veranlasst (II, p. 456), während bei einer chemischen Reizung dieselbe Bewegungsamplitude nur allmählich, bei schwacher Reizung vielleicht erst in 24 Stunden, durchlaufen wird[1]. Auch macht sich in dem Erfolg ein Unterschied darin bemerklich, dass die durch einen mechanischen Reiz geschlossenen Blätter einen Hohlraum umschliessen, während sich bei einer starken, chemischen Reizung die Blattflächen aneinander und somit auch gegen ein eingefangenes Insect pressen[2].

Als Reizmittel wirken Eiweissstoffe, Ammoniaksalze, Phosphate und verschiedene Stoffe, so dass durch ein gefangenes Insect und die Verdauungsproducte (I, p. 365) mit Sicherheit eine chemische Reizung hervorgerufen wird. Am wirksamsten wurde von Ch. Darwin (l. c. p. 245) Ammoniumphosphat gefunden, das eine merkliche Bewegung auslöst, wenn auf das Köpfchen eines Tentakels von Drosera rotundifolia ein Wassertröpfchen gebracht wird, das 0,000423 mgr Ammoniumphosphat enthält. Ein gleicher Effect wird übrigens auch durch 0,0025 mgr Ammoniumnitrat und 0,0675 mgr Ammoniumcarbonat erzielt. Ferner wurden von Darwin (l. c.) z. B. Phospate und im geringeren Grade Campher, einige ätherische Oele, überhaupt verschiedene Stoffe wirksam befunden, während z. B. gewisse Alkaloide keinen Reiz ausübten, der also nicht durch alle stickstoffhaltigen Körper ausgelöst wird. Da aber, wie schon Ch. Darwin beobachtete und Correns[3] näher untersuchte, die Reizbarkeit der Tentakeln von Drosera durch geringe Mengen von Kalksalzen sistirt wird, und da ferner reines Wasser eine schwache Reizkrümmung hervorruft (Correns, l. c.), so muss dahin gestellt bleiben, ob die bisherigen Untersuchungen in allen Fällen den wahren Reizwerth kennzeichnen, oder ob zuweilen die schwachen Reizwirkungen oder das Unterbleiben der Reizung durch Nebenumstände bedingt waren. Ferner ist noch nicht untersucht, ob die Reizwirkung des destillirten Wassers vielleicht darauf beruht, dass durch die Weglösung (bezw. Verdünnung) der im Drüsensecret befindlichen Stoffe gegenüber dem Zellinhalt eine auslösend wirkende Potentialdifferenz geschaffen wird. Uebrigens ist auch nicht genügend verfolgt, ob gewisse Verbindungen nur desshalb nicht als Reiz wirken, weil sie nicht aufgenommen werden. Mit Rücksicht darauf, dass im allgemeinen die Aufnahme die Vorbedingung für die Reizwirkung ist, kann man mit Munk[4] von Resorptionsreizungen (Resorptionsbewegungen) reden, womit indess nicht gesagt sein soll, dass nur ernährende Stoffe auslösend wirken.

Die gleichzeitige Ausbildung und Auslösung der mechanischen und chemischen Reizbarkeit ist zwar bei den Carnivoren, für das Fangen und für die Ausnutzung der

---

1) Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 269. Der Verlauf der Reizbewegung wurde näher verfolgt von Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 204.

2) Ch. Darwin 1876, l. c. p. 278; Batalin, Flora 1877, p. 134.

3) C. Correns, Bot. Ztg. 1896, p. 25.

4) Munk, Die elektrischen- u. Bewegungserscheinungen an Dionaea 1876, p. 98.

gefangenen Insecten, vortheilhaft, aber nicht allgemein nothwendig, da sich die beiden, besonderen Sensibilitäten nicht gegenseitig bedingen[1]). Thatsächlich sind z. B. die Staubfäden der Cynareen, sowie die Ranken, im hohen Grade für mechanische, aber nicht, oder kaum, für chemische Reize empfindlich. Die letzteren scheinen dagegen bei den fleischfressenden Pflanzen in der Regel intensiver und nachhaltiger zu wirken (II, p. 460), und bei Drosera binata (= D. dichotoma) tritt die mechanische Reizbarkeit so zurück, dass sie von Morren[2]) übersehen wurde. Mit der stärkeren chemischen Reizwirkung hängt, wie schon früher (II, p. 460) bemerkt wurde, auch zusammen, dass nach der Resorption der Verdauungsproducte, also nach dem Aufhören der chemischen Reizung, die Reizkrümmung des Blattes von Drosera, Dionaea u. s. w. ausgeglichen wird, obgleich die mechanische Reizung fortdauert, die von den unverdaulichen Theilen des Insectes ausgeht. Da indess das Resultat immer von der specifischen Empfindlichkeit und von der Intensität der Reizung abhängt, so ist es nicht überraschend, dass in Versuchen Ch. Darwin's (l. c. p. 340) bei dem Blatte von Pinguicula vulgaris die chemische Reizkrümmung nicht viel länger anhielt, als die mechanische Reizkrümmung. Bei dem Zusammengreifen beider Reizungen wird in üblicher Weise eine resultirende Bewegung ausgelöst. Nach den früher (II, § 77) allgemein erörterten Principien ist es auch verständlich, dass die Inanspruchnahme durch chemische Reizung in dem Blatte von Dionaea eine Abschwächung der mechanischen Reizbarkeit zur Folge hat[3]).

Analog wie in anderen Fällen kann man durch eine entsprechende Einwirkung erreichen, dass nur eine Sensibilität in Anspruch genommen, dass also entweder die mechanische oder die chemische Reizung ausgelöst wird. Während aber bei Drosera beide Reize von dem Drüsenköpfchen percipirt werden (II, p. 460), dürften bei Dionaea die für den Stoss besonders empfindlichen Haare (II, p. 457) an der Perception des chemischen Reizes in untergeordneter Weise betheiligt sein. Dagegen wird bei Dionaea der chemische Reiz vermuthlich in bevorzugter Weise percipirt oder doch vermittelt durch die gut resorbirenden kleinen Drüsenhaare, die auf mechanische Reizung nicht besonders reagiren[4]). Bei einer Differenz in dem sensorischen Vorgange können aber sehr wohl die motorischen Processe übereinstimmen, und das ist selbst dann möglich, wenn, wie es bei Dionaea zutrifft, die durch den mechanischen bezw. den chemischen Reiz ausgelösten Reactionen ungleich schnell verlaufen.

Sachgemäss sprechen wir eine jede physiologische Auslösung, die durch

---

1) Ch. Darwin (1876, l. c.) unterschied zuerst die chemische und die mechanische Reizung. Das längere Geschlossenbleiben über Insecten war freilich schon früher beobachtet, jedoch nicht erklärt oder auf die Fortdauer des mechanischen Reizes geschoben worden. Diese Deutung findet man z. B. bei Oudemans (Bot. Ztg. 1860, p. 163, in Bezug auf Dionaea.

2) Morren, Note sur le Drosera binata 1875, p. 10 (Separat. a. Bullet. d. l'Academ. royal d. Belgique, II. sér., Bd. 40). Die Reizbarkeit wurde constatirt von Darwin, l. c. p. 256 u. von Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderung. 1893, II, p. 199. — Nach dem Gesagten ist es auch verständlich, dass nach Darwin (l. c. p. 270) das Blatt von Dionaea durch Eiweissstoffe noch ansehnlich gereizt wird, wenn es sich in einem Zustand befindet, in dem es auf einen mechanischen Reiz nur wenig reagirt.

3) Darwin 1876, l. c.; Munk, l. c. p. 99.

4) Vgl. Ch. Darwin, l. c. p. 263, 267.

die chemische Qualität eines Stoffes, gleichviel auf welche Weise, erzielt wird, zunächst als eine chemische Reizwirkung an. Zu diesen Reizungen zählen also alle chemonastischen Bewegungen, gleichviel ob dieselben durch das Hinzukommen eines Stoffes oder durch eine quantitative Aenderung in der Zusammensetzung des Nährmediums bedingt sind. Eine chemische Reizung liegt also auch dann vor, wenn es sich nicht um eine bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage, sondern um eine transitorische Reaction handelt, wie sie z. B. durch die plötzliche Einwirkung von Ammoniakdämpfen bei den Staubgefässen von Berberis und den Narben von Mimulus, sowie durch die genügend schnelle Herabsetzung der Partiärpressung des Sauerstoffs bei den Staubgefässen von Berberis und Helianthemum verursacht wird[1]). Da aber bei diesen Pflanzen, ebenso wie bei Mimosa u. s. w., die Reizbewegung durch verschiedenartige innere Störungen ausgelöst wird, so bleibt zunächst unbestimmt, ob die Reizwirkung des chemischen Agens auf der Hervorrufung irgend einer Störung oder auf dem Vorhandensein einer specifischen, chemischen Sensibilität beruht.

Da in vielen Fällen durch denselben äusseren Anstoss gleichzeitig verschiedenartige Reactionen ausgelöst werden, so ist es nicht überraschend, dass in zweckentsprechender Weise bei den fleischfressenden Pflanzen durch eine Reizung, ausser der Auslösung der Bewegungsreaction, auch die auf das Verdauen berechnete, secretorische Thätigkeit beschleunigt, modificirt oder erst hervorgerufen wird. Letzteres geschieht bei dem Blatte von Dionaea, während bei dem stets secernirenden Drüsenköpfchen am Tentakel von Drosera rotundifolia etc. durch den chemischen, aber auch durch den mechanischen Reiz, die Ausscheidung von Wasser und Schleim vermehrt und die Ausscheidung von Säure erweckt wird[2]). Andererseits sind z. B. die Drüsenhaare in der Kanne von Nepenthes und am Blatte von Drosophyllum lusitanicum Beispiele dafür, dass zwar die Bewegungsfähigkeit fehlt, die Secretion von Wasser, Schleim, Enzymen u. s. w. aber normalerweise durch den chemischen Reiz bis zu einem gewissen Grade erweckt oder gesteigert wird. Die Secretion und die Bewegung entspringen eben Thätigkeiten und Reactionen, die zusammenfallen können, aber nicht zusammenfallen müssen. So zeigt z. B. Dionaea, dass durch den chemischen Reiz zugleich Bewegung und Secretion, durch den mechanischen Reiz[3]) aber allein die Bewegungsreaction ausgelöst werden. Ohne Frage wird es fernerhin durch Herstellung der geeigneten Bedingungen gelingen, beide Vorgänge auch da zu trennen, wo sie normal zusammenfallen[4]). Indess

---

1) Correns, Flora 1892, p. 151. Beachtenswerth ist, dass auf diese Weise nicht alle Pflanzenarten gereizt werden, die auf Erschütterung leicht reagiren. Wie Correns nachwies, ist die Sauerstoffreizung nicht durch die mechanischen Zerrungen bedingt, die eine Veränderung des Partiärdruckes durch Evacuation mit sich bringt. Uebrigens ist zu erwarten, dass bei Mimosa etc. verschiedene Körper als Reiz wirken, sofern sie schnell eindringen und also eine plötzliche Aenderung (Reaction) im Innern verursachen.

2) Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 48, 77. In diesem Buche sind auch die auf andere Pflanzen bezüglichen Thatsachen zu finden.

3) Nach J. M. Macfarlane (Contribut. fr. the Botanical Laboratory of Pennsylvania 1892, Bd. I, p. 37) wird an dem Blatte von Dionaea eine gewisse Secretion auch durch eine stärkere mechanische oder elektrische Reizung hervorgerufen.

4) Nach Ch. Darwin (l. c. p. 340) wird am Blatte von Pinguicula durch einen

kann man nicht behaupten, dass dieses in jedem Falle ausführbar sein muss, da es möglich ist, dass die Reizbewegung unlösbar mit Processen verknüpft ist, durch welche unvermeidlich die secretorische Thätigkeit ausgelöst wird und umgekehrt.

Mit der secretorischen Thätigkeit stehen nachweislich sichtbare Veränderungen im Zellinhalt in Verbindung, die aber z. B. auch in den Drüsenhaaren von Nepenthes und Drosophyllum u. s. w. auftreten, also auch an Objecten, die nicht zu einer Reizbewegung befähigt sind. Man wird folglich zunächst mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass derartige Veränderungen im Zellinhalt auch dann mit der secretorischen Function zusammenhängen, wenn das Organ gleichzeitig eine Reizbewegung ausführt, obgleich es auch möglich ist, dass in einem anderen Falle die Inhaltsänderung in Verbindung mit dem Bewegungsprocess steht[1]. Wir müssen uns hier mit einem kurzen Hinweis auf die sichtbaren intracellularen Vorgänge beschränken, da mit der einfachen Kenntniss der (inneren oder äusseren) formativen Vorgänge weder der Causalzusammenhang aufgeklärt, noch eine Einsicht in die massgebenden Ursachen gewonnen ist.

Die intracellularen Veränderungen sind besonders an Drosera rotundifolia (von Gardiner an Drosera dichotoma) verfolgt worden[2], bei welcher sich der im Köpfchen beginnende und in dem Tentakelstiel fortschreitende Process schon äusserlich durch eine Farbenänderung bemerklich macht. Dieser intracellulare Vorgang, die Aggregation, läuft nach den Untersuchungen von de Vries, Gardiner, Schimper in den Zellen des Tentakelstieles in der Hauptsache darauf hinaus, dass das Protoplasma an Volumen zunimmt, während das Volumen der Vacuolen abnimmt[3]. In Verbindung hiermit beginnt eine lebhafte Protoplasmaströmung und eine Vermehrung und Formänderung der Vacuolen, die Ch. Darwin (l. c.) irrigerweise als sich activ gestaltende Plasmamassen ansah. Weiterhin stellt sich in dem Zellsaft eine Ausfällung, die Granulation[4] ein, die bei einem mechanischen und bei einem schwachen chemischen Reiz gewöhnlich unterbleibt, bei starker chemischer Reizung aber zumeist zu Stande kommt. Diese Ausfällung beruht auf der Ausscheidung des im Zellsaft gelösten Gerbstoffes etc.,

---

mechanischen Reiz Bewegung ohne Secretion, durch Ammoncarbonat Secretion ohne Bewegungsreaction verursacht.

1) Vgl. auch II, p. 454.

2) Diese Veränderungen wurden entdeckt von Ch. Darwin (l. c. p. 33, 220, 234, 250), der aber Aggregation und Ausfällung (Granulation) nicht auseinanderhielt. Das geschah von Schimper (Bot. Zeitung 1882, p. 231); H. de Vries (ebenda 1886, p. 1); W. Gardiner (Proceedings of the Royal Soc. 1886, Bd. 39, p. 229). Fernerhin haben sich dann besonders mit den Gestaltungen im Drüsenköpfchen beschäftigt L. Huie, Quarterly Journal of Microscopical Science 1896, Bd. 39, p. 387; 1899, Bd. 42, p. 203; O. Rosenberg, Physiolog.-Cytolog. Unters. über Drosera rotundifolia 1899. [Haberlandt, Sinnesorgane 1901, p. 94.]

3) Ueber die Volumänderungen im osmotischen System der Zelle vgl. Pfeffer, Physiologie II. Aufl., Bd. I, p. 116; Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 290. — Nach de Vries (l. c. p. 30) ändert sich bei der Aggregation der plasmolytische Werth (der Turgordruck) nicht, während Gardiner (l. c. p. 232) ohne einen zureichenden Grund annimmt, dass mit der Aggregation eine Turgorsenkung eintrete.

4) So genannt von Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderung. 1893, II, p. 198. — Nach Ch. Darwin (l. c. p. 263) scheint bei Dionaea die chemische Reizung, aber nicht die mechanische Reizung, Aggregation zu bewirken.

der schliesslich kuglige Massen bildet, welche durch die Speicherung des Zellsaftfarbstoffes roth gefärbt sind [1]). Da diese Ausfällung ebenso in den gerbstoffhaltigen Zellen vieler anderer Pflanzen [2]) (auch an Schnitten aus dem Tentakel, Blattstiel u. s. w. von Drosera) durch Ammoncarbonat, Coffein und verschiedene andere Stoffe erzeugt wird, so ist wahrscheinlich, dass die Granulation auch bei einer Reizung durch die Zufuhr oder die Bildung von ausfällenden Stoffen bewirkt wird. Dem entspricht es, dass bei Drosera in Folge der Darbietung von etwas Ammoncarbonat, besonders von dem aufnehmenden Drüsenköpfchen aus, die Ausfällung fortschreitet, die offenbar in analoger Weise durch die Aufnahme und das Vordringen der Verdauungsproducte des Fleisches u. s. w. verursacht wird. Ausserdem weist die Reaction bei mechanischer Reizung darauf hin, dass in Verkettung mit dem Secretionsprocess, also z. B. durch Abspaltung von Säure [3]) oder anderen Stoffen, Körper entstehen, welche zunächst die Aggregation und bei genügender Menge endlich die Ausfällung hervorrufen.

Bei den lebenden Zellen des Drüsenköpfchens von Drosera sind die intracellularen Vorgänge noch nicht näher verfolgt. Nach den Untersuchungen, die Huie (l. c.) und Rosenberg (l. c.) an fixirtem Material ausführten, soll in diesen Zellen nach einer Reizung, gerade umgekehrt wie bei den Stielzellen, das Volumen des Protoplasmas abnehmen, das des Zellsaftes zunehmen. Es muss aber dahingestellt bleiben, ob diese Unterschiede real existiren oder dadurch bedingt sind, dass bei dem Köpfchen an fixirten, bei dem Stiel an lebenden Zellen beobachtet wurde. Möglich ist es ja, dass in den Köpfchenzellen durch die starke secretorische Thätigkeit, durch die Ausscheidung von Schleim und anderen Stoffen, ein abweichendes Resultat herbeigeführt wird [4]). Nach den eben genannten Forschern wird aber in den Köpfchen- und in den Stielzellen, insbesondere durch eine starke chemische Reizung, eine Volumabnahme des Zellkerns und zugleich in diesem eine gewisse Differenzirung und Gruppirung von Chromatinfäden verursacht, die mehr oder weniger an die Differenzirungen erinnert, mit welchen eine Kerntheilung eingeleitet wird.

Nach der Reizung wird die Ausfällung und die Aggregation in dem intacten Tentakel, aber auch an einem Schnitte aus dem Tentakel, allmählich wieder ausgeglichen. An solchen Schnitten aus dem Tentakelstiel lässt sich zugleich schön verfolgen, wie insbesondere die Wiederauflösung des ausgefällten Stoffes (ebenso wie die der analogen Ausfällungen bei anderen Pflanzen) durch kräftiges Auswaschen, also wohl durch die diosmotische Entfernung des ausfällenden Stoffes, beschleunigt wird.

Nach Obigem kann man wohl nur die Aggregation im Protoplasma, einschliesslich der Formänderung und Differenzirung im Zellkern, als eine specifisch physiologische Reaction ansehen, während die Ausfällung in dem Zellsaft eine einfache chemische Reaction ist, die durch das Hinzutreten eines Stoffes verursacht wird [5]). Dass aber die Aggregation mit den secretorischen Processen zusammen-

1) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 244; Flora 1889, p. 52. — Uebrigens ist es wohl möglich, dass die ausgeschiedenen Substanzen nicht in allen Fällen Gerbstoff sind, vgl. Bd. I, p. 82.

2) Vgl. Pfeffer, Physiologie II. Aufl., Bd. I, p. 82, 58.

3) Vgl. dieses Buch II. Aufl., Bd. I, p. 490.

4) Es ist auch noch fraglich, was es für eine Bewandtniss mit dem von Gardiner (l. c. p. 230) Rhabdoid genannten, geformten Körper hat, der nach diesem Autor bei Drosera und Dionaea in Folge einer Reizung an Masse abnimmt, während Macfarlane (l. c. p. 36) bei Dionaea keine solche Abnahme finden konnte.

5) Die ausfällbaren Stoffe sind nicht in allen Zellen, auch nicht in allen secerniren-

hängt, dafür spricht, dass sie durch stickstoffhaltige Körper u. s. w., in ähnlicher Weise, wie in den Zellen des Tentakelstieles von Drosera, auch in den bewegungsunfähigen Drüsenhaaren von Sarracenia, Nepenthes, Drosophyllum etc.[1]) hervorgerufen wird und voraussichtlich, wenn nicht in allen, so doch in vielen Zellen eintritt, die mit einer analogen Secretionsthätigkeit betraut sind. Ausserdem ist bereits für einige pflanzliche und besonders für verschiedene animalische Zellen bekannt, dass die Zellkerne und auch das Cytoplasma in secernirenden Organen eine besondere Gestaltung annehmen[2]). Das steht in Einklang mit der Erfahrung, dass auch in anderen Zellen durch bestimmte Stoffe, also durch chemische Eingriffe, in dem Protoplasma auffällige, formative Vorgänge verursacht werden (II, § 148).

Reizfortpflanzung. Die Sichtbarkeit der Aggregation (ebenso der Ausfällung) erlaubt zu verfolgen, wie dieser Process sich allmählich von Zelle zu Zelle ausbreitet. Leider ist aber noch nicht versucht, durch vergleichende Untersuchungen zu entscheiden, ob die Fortleitung der Aggregations- und der motorischen Reaction durch einen einheitlichen oder durch zwei selbständige Processe vermittelt wird. Für letzteres sprechen die allerdings nicht ganz entscheidenden Versuche Darwin's[3]), nach denen von einem nur mässig stark gereizten Drüsenköpfchen des Blattes von Drosera ein Leitprocess ausgeht, der in den benachbarten decapitirten Tentakeln die Krümmungsreaction, aber nicht die Aggregation auslöst. Da diese aber bei einer solchen indirecten Reizung in dem intacten Tentakel eintritt und sich von dem Köpfchen aus reflectorisch in dem Stiele ausbreitet, so muss man schliessen, dass sich in dem Tentakel ein Leitprocess fortpflanzt, der im Köpfchen die secretorische Thätigkeit und durch diese die von der Spitze des Tentakels aus fortschreitende Aggregation auslöst. Da die Ausbreitungsgrenze der Aggregation stets von der Intensität der Reizung (des secretorischen Processes, der Aufnahme eines reizenden Stoffes etc.) abhängt, so ist es verständlich, dass bei sehr starker Reizung eines benachbarten Tentakels die Aggregation auch in einem decapitirten Tentakel angeregt wird.

Falls es sich um zwei selbständige Leitprocesse handelt, so dürften bei Drosera beide in denselben Bahnen, nämlich in dem Parenchym und den lebendigen Elementen der Leitbündel, vor sich gehen. Die Fortpflanzung der Aggregation (die auch in der Epidermis stattfindet) ist unmittelbar zu verfolgen, während sich die Leitfähigkeit des Parenchyms des Tentakels und des Blattgewebes daraus ergiebt, dass in den Versuchen Darwin's (l. c. p. 213, 224) der Reiz fortgeleitet wurde, obgleich die Continuität des Gefässbündels durch Einschneiden unterbrochen war. Wenn aber nach Batalin[4]) der Reiz schneller in dem Leitbündel fortgepflanzt wird, so ist das vielleicht schon durch die erheblichere Länge der Zellen bedingt, die nach Darwin (l. c.) auch verursacht, dass sich der Reiz im Parenchym schneller in der Längsrichtung der Zellen ausbreitet (vgl. I, p. 604, in Bezug auf Stoffwanderung). Hiermit und mit der bevorzugten Leitfähigkeit der Leitbündel hängt es offenbar zusammen, dass sich

---

den Organen der fleischfressenden Pflanzen vorhanden. So tritt nach Goebel (l. c. p. 199 Anm.) die Granulation nicht in den secernirenden Haaren von Utricularia und Pinguicula ein.

1) Vgl. Schimper, l. c. p. 231; Goebel, l. c. p. 199.

2) Literatur bei Rosenberg, l. c. p. 112.

3) Ch. Darwin, l. c. p. 220, 235.

4) A. Batalin, Flora 1877, p. 66. — Vgl. auch M. Ziegler, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 1417.

der Reiz von den randständigen oder mittelständigen Tentakeln aus hauptsächlich in centripetaler, bezw. centrifugaler Richtung und nur in geringem Grade senkrecht zu dieser Richtung ausbreitet.

Die Leitungsprocesse sind zwar noch nicht aufgeklärt, indess ist es nach den vorliegenden Thatsachen wahrscheinlich, dass bei Drosera wenigstens die Ausbreitung der Aggregation (ebenso der Ausfällung) stofflich vermittelt wird. Das kann z. B. geschehen, indem ein resorbirter Stoff nach den Gesetzen der Stoffwanderung (I, § 108) vordringt, oder indem durch die auf die Secretion berechneten Abspaltungen und Umsetzungen, welche (analog wie andere Processe) nahe und fernere Gewebe in Mitleidenschaft ziehen, Stoffe gebildet werden, die am Entstehungsort oder in benachbarten Zellen auslösend und ausfällend wirken. In diesem Falle würde es sich also um eine Art der Fortleitung handeln, die in der mannigfachsten Weise bei der Stoffwanderung und in den hiermit verknüpften Stoffwechselprocessen in Anwendung kommt, und die bei der regulatorischen Lenkung des vitalen Getriebes eine hervorragende Rolle spielt (II, p. 226; I, § 93, 108). Unter solchen Umständen ist es, wie schon früher (II, § 51, 52) hervorgehoben wurde, möglich, aber nicht nöthig, dass der Stoff, also der Reiz, der Nachbarzelle durch die Plasmaverbindungen übermittelt wird. Thatsächlich kann aber die Aggregation und die Granulation in den Zellen des Tentakels von Drosera durch directe Zufuhr von Ammoncarbonat etc. hervorgerufen werden.

Vermuthlich wird insbesondere die Ausdehnung der vergleichenden Studien auf andere Pflanzen Anhaltspunkte für die Beurtheilung der angedeuteten und der sich anschliessenden Fragen liefern. Bis dahin ist nur bekannt, dass in dem Blatte von Dionaea[1]) die mechanische Reizung ebenfalls in dem Parenchym und, in bevorzugter Weise, in den Gefässbündeln fortgeleitet wird. Bei dieser Pflanze tritt aber keine Aggregation ein, die augenscheinlich, sowie auch der chemonastische Reiz, in den gleichen Bahnen, jedoch viel langsamer fortgepflanzt wird. Die schnelle Fortleitung des mechanischen Reizes in dem Blatte von Aldrovandia muss aber in dem Blattparenchym vor sich gehen, da in den beiden Blattflügeln eigentliche Gefässbündel nicht ausgebildet sind[2]).

§ 95. Fortleitung mechanischer und chemischer Reizungen.

Während wir in Folgendem einen Blick auf die Fortleitung der in II, § 89—94 besprochenen mechanischen und chemischen Reizungen werfen, setzen wir die Bekanntschaft mit den allgemeinen Betrachtungen über die Reizleitung in Band II, § 52, 53 voraus, Betrachtungen, in welchen auch einzelne mechanische Reizungen zur Erläuterung benutzt wurden. Wir können uns desshalb kurz fassen, da es sich im wesentlichen darum handelt, im Anschluss an das Gesagte specielle Verhältnisse zu erörtern.

Auch bei den mechanischen und chemischen Reizungen ist die Reizausbreitung in einem sehr ungleichen Grade ausgebildet. In vielen Fällen bleibt die Reaction im wesentlichen auf die direct gereizte Partie beschränkt (vgl. II, § 120, für tropistische Reize) oder ergreift doch nur das reizbare Gelenk u. s. w., in dem, wenigstens bei Erschütterungsreizbarkeit, die Auslösung schon durch die mit der Reaction verknüpften, mechanischen Zerrungen u. s. w. gesichert ist.

1) Ch. Darwin, l. c. p. 284; Batalin, l. c. p. 147.
2) Die Literatur über Aldrovandia ist II, p. 437 citirt.

Dagegen sind Mimosa pudica, Spegazzinii u. s. w. bekannte und ausgezeichnete Beispiele für eine ausgedehnte Reizfortpflanzung, durch die allmählich in allen Gelenken eines Blattes und, unter günstigen Bedingungen, in allen Blättern einer Pflanze die Reizbewegung ausgelöst wird, wenn ein Endblättchen eines Fiederstrahles durch Anschneiden oder Anbrennen gereizt wird (II, p. 433 und Fig. 48). Aehnlich wie in einer minder empfindlichen Mimosa pudica wird auch der Reiz in dem Fiederblatte von Biophytum sensitivum[1]) fortgeleitet, während in dem gedreiten Blatte von Oxalis acetosella[2]) die Reaction auf das direct gereizte Blättchen beschränkt bleibt.

Ebenso breitet sich bei den sehr reizbaren Staubfäden von Berberis und Centaurea der Reiz nicht auf die unmittelbar benachbarten Staubgefässe aus. Bei diesen Objecten tritt auch keine Reizung ein, wenn man die Blüthenstiele bezw. die Röhre der Blumenkrone direct unter der Insertion der Filamente durchschneidet[3]). Bei den Narben von Martynia lutea, proboscidea und Mimulus cardinalis, jedoch nicht bei den Narben von Mimulus luteus, wird aber durch die Reizung des einen Narbenlappens auch der andere in Action versetzt[4]). Besonders schnell pflanzt sich bei Dionaea die Reizung von dem einen auf den anderen Blattflügel fort (Fig. 53, p. 435, 456). Ferner wird bei den ziemlich sensiblen Staubgefässen von Sparmannia africana[5]) eine mässige Ausbreitung des Reizes auf die benachbarten Filamente beobachtet. Bei Phycomyces findet keine merkliche Reizleitung statt (II, p. 459). Dagegen pflanzt sich bei den Ranken die Contactreizung ziemlich schnell von der berührten zu der opponirten (nicht berührten) Flanke und auf eine gewisse Strecke auch in der Längsrichtung fort (II, p. 430, § 120). Eine ausgezeichnete Fortleitung mechanischer und chemischer Reizungen findet bei Drosera statt, bei welcher, wie wir hörten, infolge der Perception des Reizes in dem Drüsenköpfchen die motorische Action nicht nur in dem eigenen Stiel, sondern unter Umständen in allen Tentakeln des Blattes ausgelöst wird (II, § 93, 94). Die Separation der perceptorischen und motorischen Region besteht nach Oliver auch bei dem Labellum von Masdevallia muscosa (II, p. 435), obgleich, wie es scheint, dieser Pflanze Stossreizbarkeit zukommt. Wo diese vorliegt, ist in allen anderen untersuchten Fällen die bewegungsthätige Zone perceptionsfähig. Auch wird man bei Mimosa nicht wohl von einer physiologischen Reizperception der Blattlamina, des Stengels u. s. w. reden können, wenn durch Einschneiden oder Quetschen dieser Organe eine Wasserbewegung und dadurch eine Reizung der Blattgelenke bewirkt wird[6]).

---

1) G. Haberlandt, Annal. d. Jardin. Botaniqu. d. Buitenzorg 1898, Suppl. II, p. 33. — Ueber Oxalis dendroides vgl. M. Macfarlane, Biological lectures 1894, p. 194. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 88.]

2) Cohn, Verhdlg. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterl. Cultur 1859, p. 56; Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 74.

3) W. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 317.

4) F. W. Oliver, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1887, p. 167; Hansgirg, Physiol. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 47. Vgl. dieses Buch Bd. II, Fig. 52, p. 455.

5) Ch. Morren, Rech. s. l. mouvement d'étamines du Sparmannia 1841, p. 23 (Sep. a. Mém. d. l'Académ. de Bruxelles Bd. 14).

6) Auf dieselbe Weise dürfte wohl auch die Auslösung in dem Blattgelenke verursacht werden, die Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 105)

Aus den angeführten Beispielen ist zu ersehen, dass weder bei den Stoss- noch bei den Tastreizungen mit einer hohen Sensibilität eine ansehnliche Reizleitung verknüpft sein muss. Ferner folgt schon aus den derzeitigen Erfahrungen, dass die Reizleitung in verschiedener Weise und zwar in gewissen Fällen mechanisch, in anderen Fällen durch physiologische Processe vermittelt wird. Eine rein mechanische Fortpflanzung des Reizes ergibt sich bei den für Stoss und Erschütterung empfindlichen Organen schon dadurch, dass durch die mechanische Action der zunächst betroffenen Zellen die Nachbarzellen und so schliesslich die gesammten Zellen des sensibeln Organes gereizt werden. Aber auch die noch näher zu besprechende Reiztransmission bei Mimosa pudica, welche in dem Gefässbündel, und zwar sogar durch abgetödtete Stengel- und Blattstielstücke, vermittelt wird, beruht darauf, dass in den Gelenken durch die mechanische Wirkung der Wasserbewegung die Auslösung erzielt wird. Da solcher Erfolg nur bei geeigneter Ausbildung der Leitbahnen und bei zweckentsprechendem Zusammenhang dieser mit den sensiblen Zellen möglich ist, so begreift man, dass z. B. die Staubfäden der Berberideen und Cynareen auf diese Weise nicht gereizt werden.

Ohne Frage wird aber die vorhin erwähnte Reizleitung bei den auf Stossreiz empfindlichen Narben von Martynia, Mimulus, bei den Staubfäden von Sparmannia und vermuthlich auch bei dem Labellum von Masdevallia auf andere Weise ausgeführt. Die besprochene mechanische Reizübertragung ist ohnehin bei den auf Tastreiz reagirenden Pflanzen unmöglich, da mechanische Beugungen, sowie die hierdurch erzielte Wasserbewegung, nicht auslösend wirken (II, § 89).

Wichtiger und von allgemeinerer Bedeutung als die mechanischen Reiztransmissionen sind die physiologischen Reizverkettungen, die auch in Bezug auf die uns hier beschäftigenden Bewegungsvorgänge nicht aufgehellt sind (vgl. II, § 52, 53, 120). Da aber nach den allgemeinen Erörterungen in II, § 52 die physiologische Reizleitung mit und ohne Plasmaverbindungen und in beiden Fällen in verschiedener Weise ausführbar erscheint, so muss auch die Fortleitung der mechanischen und chemischen Bewegungsreize nicht immer in derselben Weise geschehen, und es ist nicht ausgeschlossen, dass gleichzeitig verschiedene Leitprocesse erweckt werden und zusammengreifen. Letzteres ist z. B. thatsächlich der Fall, wenn, wie bei Mimosa, bei den Narben von Martynia u. s. w. die aus der Reaction entspringende, mechanische Zerrung für die Ausbreitung der Reizung innerhalb des reizbaren Organes, aber nicht für die Uebertragung der Reizung auf Organe ausreicht, die durch inactive (nicht bewegungsthätige) Gewebe getrennt sind. Durch die mechanische Zerrung kann ferner in dem Blatte von Dionaea die durch einen Stoss ausgelöste, schnelle Bewegung, aber nicht die langsame Bewegung und Reizfortpflanzung bei einer chemischen Reizung übermittelt werden.

Es lässt sich demgemäss nur empirisch entscheiden, ob bei Drosera

---

beobachtete, als die Lamina der Cotyledonen von Oxalis sensitiva und einigen Cassia-Arten gerieben wurde. — Auch Goebel (Pflanzenbiolog. Schilderungen 1893, II, p. 201 Anm.) beobachtete gelegentlich, dass bei einer wenig reizbaren Dionaeaeine Reaction in der einen Blatthälfte nicht direct, wohl aber durch die Berührung der anderen Blatthälfte ausgelöst wurde.

die Fortleitung des Bewegungsreizes nach mechanischer und chemischer Reizung in derselben Weise geschieht. Die Fortleitung dieser Bewegungsreize wird aber bei Drosera nach den früheren Erörterungen augenscheinlich mit anderen Mitteln erreicht, als die Fortleitung des wahrscheinlich mit der Secretion zusammenhängenden Aggregationsprocesses (II, § 94). Mit Berücksichtigung des Gesagten schliesst also der Nachweis, dass bei Mimosa die Reizübertragung auf andere Gelenke durch Druck- und Bewegungszustände des Wassers verursacht wird, noch nicht die Möglichkeit aus, dass die Fernleitung ausserdem noch durch einen anderen, langsamer fortschreitenden Process besorgt wird. Möglicherweise beruhen einige unten zu erwähnende Eigenthümlichkeiten bei der Reizfortpflanzung in Biophytum sensitivum auf der gleichzeitigen Auslösung von zwei verschiedenen Leitprocessen.

Mit der Ermittelung der Leitungsbahnen ist, wie ich nochmals betone (vgl. II, § 52), noch nicht der Leitungsprocess aufgeklärt. Aus den bisherigen Untersuchungen ergiebt sich übrigens, dass theilweise die Gefässbündel, theilweise das Grundgewebe oder auch beide zugleich als Leitbahnen functioniren. Dass bei Mimosa die Fernleitung in dem Gefässbündel stattfindet, hängt mit der Art und Weise der Reizfortpflanzung in dieser Pflanze zusammen. Jedoch ist nach Oliver[1]) auch im Labellum von Masdevallia die Reizleitung auf das Gefässbündel beschränkt, obgleich dieselbe offenbar nicht durch Wasserbewegung vermittelt wird. Dagegen geht die mechanische (durch Zerrung vermittelte) Reizfortpflanzung in dem Bewegungsgelenke von Mimosa pudica, im Staubfaden von Centaurea u. s. w. im activen Parenchym vor sich. Ferner wird nach Oliver[2]) in den auf Stossreiz reagirenden Narben von Mimulus und Martynia die Fernleitung allein oder doch vorwiegend durch das Parenchym besorgt. Dieses Gewebe ist ferner bei Drosera zur Fortleitung der Tastreizung und chemischen Reizung befähigt, jedoch scheint diese Fortleitung in den Gefässbündeln etwas schneller von statten zu gehen (II, § 94).

In allgemeinen Zügen wurde bereits II, § 53 hervorgehoben, dass die Pflanze in der Regel mit langsamen Reizfortpflanzungen arbeitet und auskommt. Bei dieser Gelegenheit ist auch schon ausgesprochen, dass bei der besonders schnellen Reizfortpflanzung in Mimosa pudica unter günstigen Umständen eine Strecke von 15 mm in 1 Sec. durchlaufen wird[3]). Möglicherweise geht in dem Gelenke von Mimosa pudica und in dem Staubfaden von Centaurea die durch die mechanische Zerrung verursachte Reizfortpflanzung noch etwas schneller von statten. Dagegen rückt z. B. bei Drosera der von dem mechanisch oder chemisch gereizten Drüsenköpfchen ausstrahlende Impuls günstigen Falles in

---

1) F. W. Oliver, Annals of Botany 1888, Bd. I, p. 249.

2) F. W. Oliver, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1887, p. 168. Der Reiz wird auch nach dem Durchschneiden der Gefässbündel transmittirt.

3) Dutrochet, Récherch. anatomiqu. et physiologiqu. 1824, p. 80; P. Bert, Mém. d. l'Académ. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 47; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 325; G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze 1893, p. 69. Ueber die geringere Fortpflanzungsschnelligkeit bei Biophytum sensitivum vgl. Haberlandt, Annales du Jardin Botan. d. Buitenzorg 1898, Suppl. p. 35.

1 Minute bis zu 10 mm[1]) vor, und bei den meisten Pflanzen wird der Reiz noch langsamer fortgeleitet (vgl. II, p. 231 und § 120).

Aus den schon früher (II, p. 231) erörterten Gründen stösst die genaue Ermittelung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes auf gewisse Schwierigkeiten. Natürlich ist aber die nach der ausgelösten Reaction bemessene Ausbreitungsschnelligkeit des Reizes nicht nur von den Eigenschaften der Pflanze abhängig, sondern auch von den Aussenbedingungen. Es ist ja allgemein bekannt, dass die Reizfortpflanzung in Mimosa pudica, und ebenso in anderen Pflanzen, z. B. durch die Erniedrigung der Temperatur oder des Turgescenzzustandes, durch Chloroform u. s. w. beliebig verlangsamt und endlich ganz aufgehoben werden kann[2]). Ein derartiger Erfolg kann einmal durch die Herabsetzung der Intensität des Erregungsprocesses und ferner durch die Verminderung der Leitfähigkeit oder der Sensibilität oder der Actionsfähigkeit, bezw. durch die Combination dieser Factoren erzielt werden. Ein näheres Studium der Abhängigkeit dieser Factoren von den Aussenbedingungen hat aber auch desshalb Bedeutung, weil sich daraus unter Umständen Anhaltepunkte für die Beurtheilung des Leitungsprocesses ergeben. So folgt z. B. aus der Erfahrung, dass der Reiz bei Mimosa auch durch ätherisirte und sogar durch todte Gewebe transmittirt wird, dass es sich in diesem Falle nicht um einen vitalen Leitungsprocess handelt.

Dass die Reizleitung bei **Mimosa pudica** (II, p. 470, 433) in dem Gefässbündel vor sich geht, wurde bereits durch Dutrochet[3]) nachgewiesen. Auch die Annahme dieses Forschers, die Reiztransmission werde durch eine plötzliche Veränderung der Wasserbewegung vermittelt, hat sich als richtig erwiesen. Denn diese allgemeine Schlussfolgerung ist sichergestellt, nachdem von mir[4]) (Reizleitung über chloroformirte Partien etc.) und von Haberlandt[5]) (Leitung über abgetödtete Strecken) dargethan ist, dass die Reizleitung auch ohne Mithilfe physiologischer Reactionen und sogar in todten Stengel- und Blattstücken möglich ist.

Wir sind nämlich berechtigt, einen Zusammenhang der Reizfortpflanzung mit den Bewegungs- und Druckveränderungen des Wassers in dem Gefässbündel anzunehmen, weil unter anderm bei dem Einschneiden in den Stengel (oder in den Blattstiel) eine Reizung erst eintritt, wenn das Messer in das Gefässbündel eindringt und verursacht, dass aus diesem ein Wassertropfen hervorschiesst. Gleich darauf erfolgt dann die Reizung des benachbarten Blattes, und mit der allmählichen Ausbreitung der besagten Störung werden successive alle Blätter und

---

1) Da nach II, p. 461 bei kräftiger Reizung des Köpfchens in 10—20 Sec. eine Krümmung an einer Stelle des Tentakels eintritt, die 2—3 mm von dem Köpfchen entfernt ist, so muss der Leitprocess mindestens mit einer Schnelligkeit von 10 mm in 1 Minute fortschreiten.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 326.

3) M. H. Dutrochet, Récherch. anatom. et physiologiqu. 1824, p. 69; Mémoir. p. servir à l'histoire d. végétaux, Brüssel 1837, p. 272.

4) W. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 308.

5) G. Haberlandt (Das reizleitende Gewebesystem d. Sinnpflanze 1890, p. 35) beobachtete die Reizfortpflanzung über eine 10 mm lange, D. T. Macdougal (Botanical Gazette 1896, Bd. 22, p. 296) über eine 30 mm lange, abgetödtete Strecke.

Blättchen einer sensibeln Mimosa gereizt. Diese Reizung und Reizleitung unterbleiben aber, wenn der Versuch an einer minder turgescenten Pflanze angestellt wird, die bei dem Anschneiden des Gefässbündels keinen Wassertropfen hervorschiessen lässt. Ebenso wird nach der Reizung eines oder einiger Blättchen durch Berührung nur in der genügend turgescenten Pflanze eine Reizleitung beobachtet, von der wir annehmen dürfen, dass sie in analoger Weise zu Stande kommt, nämlich dadurch, dass durch das Hervorschiessen von Wasser aus den activen Zellen (II, p. 451) und vielleicht auch durch die gewaltsame Krümmung in dem Gefässbündel, eine sich fortpflanzende Störung der Bewegungs- und Druckzustände des Wassers hervorgerufen wird. Da in diesem Falle die Störung geringer ausfällt, so ist begreiflich, dass nach dem Anschneiden oder Anbrennen eines Blättchens eine weitergehende Fortpflanzung des Reizes stattfindet, als bei einer Reizung durch Berührung.

Dass indess dieser Transmissionsprocess im näheren nicht aufgeklärt ist, ergiebt sich schon aus den verschiedenartigen Schlussfolgerungen, zu denen Haberlandt (l. c. p. 52) und Macdougal (l. c. p. 299) kommen. Während nämlich nach Haberlandt die Reizleitung der Hauptsache nach darauf beruht, dass in den Gerbstoffschläuchen (Saftschläuchen)[1] des Phloems (durch locale Zufuhr oder Entziehung von Wasser, bezw. durch Druck) eine positive oder negative Druckwelle entsteht, die sich bis in das Gelenk fortsetzt und in diesem rein mechanisch die Reizung der sensibeln Zellen bewirkt, glaubt Macdougal aus verschiedenen Experimenten schliessen zu müssen, dass die Reiztransmission nicht durch diese oder ähnliche Druckschwankungen besorgt wird. Haberlandt stützt sich besonders auf die Thatsache, dass der Flüssigkeitstropfen, welcher bei dem Anschneiden des Gefässbündels hervorschiesst, wesentlich aus den besagten Gerbstoffschläuchen stammt. Dass aber die Reizleitung auch ohne diese Gerbstoffschläuche möglich ist, ergiebt sich schon aus den Versuchen Dutrochet's[2], in denen eine Reiztransmission erfolgte, obgleich mit einem Rindenring diese Schläuche entfernt waren, und demgemäss (nach gleichzeitiger Unterbrechung des Markes) nur das Xylem als wirksame Leitbahn zur Verfügung stand. Uebrigens hat Haberlandt bei seinen Interpretationen übersehen, dass in einem abgetödteten Zwischenstück die Bedingungen für die Fortpflanzung einer Druckwelle in den Saftschläuchen gar nicht mehr vorhanden sind[3]. Ausserdem findet nach Borzi (l. c. p. 4) bei Aeschynomene indica und Neptunia oleracea die Reizfortleitung in Geweben statt, die ein zusammenhängendes System von Gerbstoffschläuchen nicht besitzen.

Ferner fand Macdougal (l. c.), dass an keinem Blatte eine Reizauslösung erfolgt, wenn die thunlichst grosse Schnittfläche eines Sprosses von Mimosa pudica in Salpeterlösung getaucht und dadurch plötzlich eine locale Senkung des

---

1) Näheres über diese Schläuche und ihren Inhalt bei Haberlandt 1890, l. c., Physiol. Anatomie II. Aufl. 1896, p. 482; P. Baccarini, Botan. Centralbl. 1893, Bd. 54, p. 171; A. Borzi, L'apparato di moto delle Sensitive 1899. (Ein Referat im Botan. Centralbl. 1899, Bd. 80, p. 351.) Da diese Schläuche auch anderweitig vorkommen, so sind sie, ebenso wie ihre besonderen Inhaltsstoffe, in erster Linie auf andere Ziele und Zwecke berechnet, und nur nebenbei bei gewissen Pflanzen auch für die Reiztransmission nutzbar gemacht.

2) Dutrochet 1824, l. c. p. 69. — Bestätigungen z. B. bei Haberlandt, 1890, l. c.; Macdougal, l. c.

3) Der lebende Theil des Schlauches schliesst sich gegen den verletzten Theil ab, wie das auch von Haberlandt angegeben wird. Ohne diesen Abschluss würde aber im lebenden Theil eine Restauration der Turgorspannung nicht möglich sein.

Turgors (auch in den Gerbstoffschläuchen) bewirkt wird. Dieser Forscher (l. c.) erhielt auch ein negatives Resultat, als er den Druck, unter dem das Wasser in die Schnittfläche eines Stengels von Mimosa pudica getrieben wurde, plötzlich um 3—8 Atmosphären steigerte. Da sich nach Macdougal unter diesen Umständen die Drucksteigerung im Xylem, aber auch in den Saftschläuchen schnell bis in die fernsten Sprosse und Blätter fortpflanzt, so muss man allerdings folgern, dass die Reizleitung nicht durch eine beliebige Drucksteigerung, Wasserbewegung oder Wasserzufuhr vermittelt wird.

Es muss also ferneren Forschungen vorbehalten bleiben, zu ermitteln, unter welchen Bedingungen eine Störung der Wasserbewegung oder des Wasserdruckes die Reizfortpflanzung zu bewirken vermag. Denn so weit wir die Sachlage übersehen, hängt die Reizleitung über ein abgetödtetes Sprossstück mit einer Wasserbewegung zusammen. Andererseits muss man zugeben, dass bis dahin nicht mit aller Strenge erwiesen ist, ob die durch das Anschneiden bewirkte Reizung und Reizfortpflanzung nur von dem Hervorschiessen des Flüssigkeitstropfens (bezw. von den hierdurch veranlassten Störungen der Wasserbewegung und der hydrostatischen Druckverhältnisse) abhängen oder durch anderweitige Vorgänge bedingt sind, die gleichzeitig inscenirt werden[1]. Auch ist noch nicht entschieden, ob, wie es sogar wahrscheinlich ist, in Mimosa eine Fernleitung auf verschiedene Weise zu Stande kommen kann. Es bedarf aber keiner besonderen Erörterungen, dass man aus dem anatomischen Bau des Gelenkes nicht ohne weiteres ablesen kann, durch welche Mittel die Reizung der sensibeln Zellen erzielt wird. Ebenso ist aus der Existenz von Plasmaverbindungen[2] nicht zu ersehen, ob diese in einem gegebenen Falle eine entscheidende Bedeutung haben. Die Art und Weise der Ausbreitung des Reizes ist aber aus der Anordnung und Verkettung der Gefässbündel zu verstehen, gleichviel, ob die Reizfortpflanzung im Xylem oder im Phloem stattfindet[3].

Bei **Biophytum sensitivum** wird nach Macdougal (l. c. p. 296) der Reiz ebenfalls über ein abgebrühtes Stück der Blattspindel fortgeleitet, während dieses nach Haberlandt[4] nicht zutrifft. Eine Eigenheit dieser Pflanze besteht nach Haberlandt (l. c. p. 35) darin, dass nach dem Anschneiden eines Fiederblättchens in den Gelenken der Blättchen zunächst eine submaximale Reizung ausgelöst wird, und dass dann (ohne einen weiteren äusseren Anstoss) diese partielle Reizbewegung sich noch ein oder einige Mal an den Blättchen wiederholt, während dieselben in der rückgängigen (ausgleichenden) Bewegung begriffen sind. Da diese Periodicität

---

1) Falls die Versuchsresultate Macdougal's nicht durch die besonderen Versuchsbedingungen veranlasst, sondern allgemein giltig sind, so würde man freilich danach suchen müssen, ob etwa die Reiztransmission durch die todte Strecke, und also auch in den lebenden Strecken, durch die Zuleitung eines reizauslösenden Stoffes bedingt ist. Denn nach diesen Versuchen wird durch keinen Wasserwechsel, also auch nicht durch eine Imbibitionsänderung, eine Reizauslösung hervorgerufen. Jedenfalls ist also eine kritische Bearbeitung dieser Fragen nothwendig.

2) Haberlandt's Angabe (1890, l. c. p. 25), nach der zwischen den Gerbstoffschläuchen und den Collenchymzellen keine Plasmaverbindungen bestehen, ist nach F. Kienitz-Gerloff (Bot. Ztg. 1891, p. 25) unzutreffend.

3) Vgl. z: B. Pfeffer, l. c. p. 318; Haberlandt, l. c.

4) G. Haberlandt, Annales d. Jardin Botan. d. Buitenzorg 1898, Suppl. II, p. 38. Ueber Oxalis dendroides vgl. M. Macfarlane, Biological Lectures 1894, p. 194.

auf verschiedene Weise verursacht sein kann, so muss eine Aufklärung dieses Falles speciellen Untersuchungen überlassen werden[1]).

Ueber Abhängigkeit der Reizbarkeit von äusseren Verhältnissen vgl. II, § 105.

Abschnitt IV.

Photo-, thermo- und hydronastische Krümmungsbewegungen.

§ 96. Allgemeines.

Da das Wachsthum der verschiedenen Zellen und Gewebe eines Organes in einem ungleichen Grade von Temperatur, Beleuchtung, Wassergehalt u. s. w. abhängt (II, Kap. VI), so wird in physiologisch dorsiventralen Organen durch die Variation eines der genannten Factoren häufig eine thermonastische, photonastische oder hydronastische Bewegung verursacht (II, p. 83, 356). Diese fällt allerdings, ebenso wie die durch chemische (II, § 94), mechanische (II, § 89) oder andere diffuse Eingriffe veranlassten Reactionen, oft nur gering, in manchen Fällen aber ansehnlich aus. Letzteres ist z. B. bei den vom Licht- oder Temperaturwechsel abhängigen Tagesbewegungen (den Schlafbewegungen oder nyctinastischen[2]) Bewegungen) der Fall, bei welchen u. a. Blüthen geschlossen oder geöffnet und Laubblätter (durch Wachsthum oder Variation) aus der ausgebreiteten Tagstellung in die Nachtstellung übergeführt werden und umgekehrt.

Mit diesen Erörterungen ist zugleich gesagt, dass diese, sowie andere aitionastische Bewegungen (Aitionastien) dazu dienen, ein Organ in diejenige Gleichgewichtslage überzuführen, welche den veränderten, diffusen Aussenbedingungen entspricht, dass ferner für eine jede constante (diffuse) Constellation der Aussenbedingungen eine bestimmte Gleichgewichtsstellung angenommen wird, die bei reactionsfähigen Organen je nach dem Ausmaass der Temperatur, des Lichtes, des Wassergehaltes verschieden ausfallen kann. So sind u. a. bei niedriger Temperatur oder bei mangelhafter Beleuchtung die sonst aufrechten Blüthenstiele gewisser Pflanzen nach abwärts gekrümmt, während unter diesen Aussenbedingungen bei anderen Pflanzen die Laub- oder Blumenblätter aneinandergepresst sind, so dass z. B. eine derartige Blüthe, die sich normalerweise öffnet, dauernd geschlossen bleibt, also cleistogam erscheint.

---

1) Warum bei Mimosa pudica bei einer bestimmten Art der Reizung eine intermittirende Auslösung eintritt, ist II, p. 443 besprochen. Natürlich muss das Verhalten des Biophytum nicht ebenso aus der allmählichen Wiederkehr bezw. Zunahme der Sensibilität und der Wiederholung (Fortdauer) des Reizanstosses resultiren. Sofern aber eine längere Fortdauer des primären Leitungsprocesses im Spiele ist, kann dieser nicht auf rein transitorischen Störungen in den Bewegungs- und Druckzuständen des Wassers beruhen.

2) Da wir »Tropismus« für die durch einen einseitigen Reiz verursachten Bewegungen reserviren (II, p. 83, 356), so müssen wir consequenterweise anstatt der von Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 238) eingeführten Bezeichnung »nyctitropisch« die Bezeichnung »nyctinastisch« verwenden.

Auch bei diesen aitionastischen Bewegungen geht die Krümmungsbewegung häufig und zum Theil ansehnlich über die Gleichgewichtslage hinaus, die zuweilen erst nach einer Anzahl von Oscillationen angenommen wird[1]. So werden z. B. die geschlossenen Blüthen von Crocus und Tulipa durch die plötzliche Erhöhung der Temperatur sehr weit geöffnet und kehren dann allmählich auf die geringere Öffnungsweite zurück, die sie bei Constanz der hergestellten Temperatur beibehalten. Ein derartiger Reactionsverlauf tritt auch bei Erniedrigung der Temperatur ein, wenn durch die Entfernung von 5 Blumenblättern dafür gesorgt ist, dass das übriggebliebene Perigonblatt bei der Schliessungsbewegung nicht an die übrigen Blumenblätter gepresst wird, also die angestrebte Bewegung real ausführen kann. Ein analoges Resultat wird ausserdem beim Verdunkeln und Erhellen mit den photonastisch reagirenden Blüthen, Laubblättern etc. erhalten. Unter diesen Umständen kommt es, besonders bei nyctinastischen Laubblättern, vor, dass die Verdunklung zwar eine ansehnliche Krümmungsbewegung verursacht, die endliche Gleichgewichtslage aber trotzdem nicht verschoben wird, weil das Blatt allmählich annähernd in diejenige Stellung zurückkehrt, die es zuvor bei Beleuchtung einnahm.

Die endliche Gleichgewichtslage ist natürlich unabhängig von den transitorischen Oscillationen, die daraus resultiren, dass die antagonistischen Gewebe in verschiedener Weise, also mindestens ungleich schnell, den neuen, bleibenden Gleichgewichtszustand erreichen. Demgemäss treten diese transitorischen Oscillationen zurück oder unterbleiben gänzlich, wenn man dafür sorgt, dass sich die Temperatur, die Beleuchtung, der Turgescenzzustand allmählich (also genügend langsam) ändern. Unter diesen Umständen fallen somit diejenigen Krümmungsreactionen aus, die nur bei schnellerem Wechsel der Beleuchtung, der Temperatur u. s. w. eintreten, durch die aber die definitive Gleichgewichtslage nicht verschoben wird. Diesen Voraussetzungen entsprechen in der That die empirischen Erfahrungen an den thermonastisch reagirenden Blüthen von Crocus, Tulipa u. s. w., an den photonastisch reagirenden Blättern von Impatiens, Robinia etc. Ferner ist es begreiflich, dass langsam reagirende oder wenig empfindliche Objecte auch bei schneller und ansehnlicher Veränderung der Temperatur, der Beleuchtung u. s. w. direct, d. h. allmählich und ohne transitorische Oscillationen, in die den neuen Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage übergehen. Uebrigens kann man sich diese Verhältnisse auch an Mechanismen versinnlichen. Denn wenn man z. B. zwei der Länge nach zusammengelöthete Metallstäbe, von welchen der eine mit einem schlechten Wärmeleiter umgeben ist, plötzlich erwärmt, so wird ebenfalls eine transitorische Krümmungsbewegung eintreten, gleichviel ob die beiden Stäbe denselben oder einen verschiedenen Ausdehnungscoefficienten besitzen, ob sie also endlich die Ausgangslage wieder gewinnen oder (wie bei einem Metallthermometer) eine bleibende Krümmung erfahren. Diese tritt aber bei langsamer Erwärmung allmählich und ohne Oscillationen ein, während unter diesen Umständen keine merkliche Krümmungsbewegung stattfindet, wenn den beiden verketteten Metallstäben derselbe Ausdehnungscoefficient zukommt.

In dem Organismus liegen aber die Verhältnisse nicht so einfach wie in

---

1) Vgl. Bd. II, p. 366. Ferner II, p. 423 für Ranken; II, p. 460 für Drosera etc.

einem Mechanismus. Denn wenn auch die physiologische Krümmungsbewegung zunächst durch die relativ ungleiche Veränderung der Wachsthumsthätigkeit (bezw. der elastischen Expansionsenergie) in den antagonistischen Hälften verursacht wird, so ist doch schon die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit (bezw. des Turgors) das Resultat von verwickelten physiologischen Processen. Zudem werden durch die Krümmung, überhaupt durch die eingeleiteten Reactionen und durch die Inanspruchnahme, regulatorisch wirkende Reize ausgelöst und Gegenreactionen erweckt. Aus dem Zusammenwirken aller dieser Reactionen mit den ausgelösten und angestrebten aitionastischen Vorgängen resultiren dann ebensowohl der Verlauf der Bewegungsreaction, als auch die Gleichgewichtslage, auf welche sich endlich das Organ einstellt. Es handelt sich also in jedem Falle um verwickelte Processe, wie schon früher (II, p. 365, vgl. auch II, p. 199, 201) im allgemeinen und ferner bei der Besprechung der Reizbewegungen der Ranken (II, p. 424), der Tentakeln von Drosera u. s. w. (II, p. 460) dargethan wurde. Bei diesen Gelegenheiten ist ferner darauf hingewiesen, dass unter Umständen durch die Accommodationen, durch die Modification der Reizbarkeit und Reizstimmung, der Actionsfähigkeit u. s. w. Bedingungen geschaffen werden, die wiederum regulirend eingreifen und das auch dann, wenn das Organ während der Action dauernd seine Reizbarkeit bewahrt.

Zu den Factoren, die bei gewissen Pflanzen den Verlauf der aitionastischen Krümmungsbewegungen beeinflussen, gehören ferner die transitorischen Störungen, die durch den schnellen Wechsel der Temperatur, des Lichtes u. s. w., also durch den Uebergangsreiz verursacht werden[1]). So wird durch den Temperaturwechsel in den Perigonblättern von Crocus, Tulipa etc., durch den Lichtwechsel in den stark photonastisch reagirenden Laub- und Blumenblättern eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst (vgl. II, § 103), die insofern von Bedeutung ist, als durch dieselbe die Actionsfähigkeit erhöht wird. Desshalb. und weil zugleich die antagonistischen Flanken in ungleichem Grade reagiren, erfolgt z. B. bei einem Temperaturabfall eine schnelle Schliessung der Blüthe von Crocus etc. selbst dann, wenn die Temperatur soweit erniedrigt wird, dass das Wachsthum fernerhin nahezu zum Stillstand kommt. Eine derartige transitorische Wachsthumssteigerung wird ausserdem u. a. durch die Tastreizung in den Ranken ausgelöst (II, p. 428), und es ist nicht zu bezweifeln, dass auch in diesem Falle die Wachsthumsbeschleunigung, also der Erfolg der Uebergangsreizung, ausfällt, wenn die Tastreizung sehr allmählich hergestellt und gesteigert wird.

Ganz spurlos dürfte übrigens die plötzliche Veränderung der Aussenbedingungen an keinem Organismus vorübergehen, wenn auch vielfach eine Wachsthumsstörung oder eine andere auffällige Reaction nicht bemerklich wird. Thatsächlich wird z. B. bei den meisten Pflanzen durch die sprungweise Variation der Temperatur (II, p. 93) und der Beleuchtung (II, p. 109) eine geringe, transitorische Wachsthumsstörung verursacht. In den ansehnlichen, transitorischen, aitionastischen Reactionen liegt also eine besondere Anpassung vor.

---

1) Vgl. Bd. I, p. 15; Bd. II, p. 93, 109, 152, 364. Ferner für Plasmabewegungen II, § 141 etc.

die es auch bedingt, dass speciell in den photonastischen Pflanzen eine vorübergehende Wachsthumsbeschleunigung noch durch eine verhältnissmässig langsame Abnahme der Helligkeit hervorgerufen wird. Uebrigens reagiren nicht alle Pflanzen im gleichen Grade, und es fehlt nicht an Organen, die anscheinend keine merkliche Uebergangsreizung erfahren, obgleich ihre Gleichgewichtslage durch die Veränderung der Temperatur, des Lichtes u. s. w. erheblich verschoben wird. Da es sich in jedem Falle um die Ausbildung specifischer Eigenheiten handelt, so ist es wohl möglich, dass es auch aitionastische Organe giebt, in welchen der plötzliche Wechsel der Temperatur, des Lichts u. s. w. eine transitorische Verzögerung (Depression) des Wachsthums hervorruft, so wie ja auch in dem Blattgelenke von Mimosa pudica durch den Uebergangsreiz (den Stossreiz) vorübergehend eine Turgorsenkung ausgelöst wird (II, § 91).

Da sich die photonastischen Reactionen mit dem täglichen Beleuchtungswechsel rhythmisch wiederholen, so kommt schon dieserhalb in der Natur eine tägliche, periodische Bewegung zu Stande (II, p. 248). Bei den typischen Schlafbewegungen wird indess die Rhythmik dadurch verstärkt und gesichert, dass auf die photonastische Reaction in einem ähnlichen Rhythmus Nachwirkungsbewegungen folgen, die in constanter Beleuchtung oder Dunkelheit allmählich ausklingen. Durch das Zusammenwirken dieser Nachwirkungsbewegungen und der sich an jedem Morgen und Abend wiederholenden, photonastischen Reactionen werden also, in der schon früher (II, p. 255) angedeuteten Weise, die Tagesbewegungen erzielt, die somit durch die Aussenverhältnisse bedingt sind, also nicht auf einer erblichen Periodicität beruhen (vgl. II, § 98).

Aber nicht alle aitionastischen Reactionen haben ansehnliche Nachwirkungsbewegungen zur Folge. Diese werden u. a. bei den thigmonastischen Bewegungen von Ranken, Drosera etc. vermisst und scheinen der Regel nach auch bei den thermonastischen und hydronastischen Bewegungen zurückzutreten. Demgemäss wird z. B. das Oeffnen und Schliessen der Blüthen von Crocus, Tulipa etc. der Hauptsache nach nur durch die directe thermonastische Reizung verursacht und geregelt. Da zudem der tägliche Gang der Temperatur viel unregelmässiger verläuft, als der tägliche Rhythmus der Beleuchtung, so ist es begreiflich, dass das tägliche Oeffnen und Schliessen der thermonastischen Blüthen grössere Unregelmässigkeiten bietet, als die periodische Bewegung der photonastischen Organe.

Nach dieser allgemeinen Orientirung sollen in Folgendem die photonastischen, thermonastischen und hydronastischen Bewegungen (bezw. Gleichgewichtslagen) etwas näher behandelt werden, wobei indess, ebenso wie bei der Besprechung der chemonastischen, thigmonastischen und seismonastischen Bewegungen, nur die auffälligen und besonders bemerkenswerthen Reactionen berücksichtigt werden können. Sachgemäss halten wir uns zunächst an die Erfolge, welche durch die Variation eines Agens bewirkt werden, um weiterhin (II, § 101, 102) einen Blick auf das Zusammengreifen verschiedener Factoren zu werfen. Dabei ziehen wir aber die einseitigen (tropistischen Reizwirkungen) nicht in Betracht, die vielfach und zum Theil in verwickelter Weise mit den aitionastischen Reactionen zusammenwirken.

Bei richtiger Würdigung und Combination der Grundzüge, die in Obigem, sowie in den Erörterungen über Bewegungsvorgänge (II, Kap. XI), über Reizbarkeit

(I, § 3), über die Beeinflussung des Wachsthums durch die Aussenbedingungen (II, Kap. VI) u. s. w. ausgesprochen sind, lassen sich, wenigstens im allgemeinen, die verschiedenartigen Reactionserfolge voraussagen und verstehen, die je nach den Eigenschaften der Organe und den obwaltenden Bedingungen erhalten werden. So ist es z. B. klar, dass an Stelle der Oeffnungsbewegung eine Schliessungsbewegung eintreten kann, wenn sich bei weiterer Steigerung der Temperatur, der Lichtintensität u. s. w. das Wachsthumsverhältniss entsprechend verschiebt, wenn also z. B. in der bis dahin epinastischen Flanke das Wachsthum dadurch verzögert wird, dass das Wachsthumsoptimum (II, p. 78) in diesem Gewebe früher erreicht und überschritten wird, als in dem antagonistischen Gewebe.

Ferner ist zu beachten, dass bei dauernder Constanz der Aussenbedingungen nur die autogenen Bewegungen fortgesetzt werden (II, § 79—82). Unter diesen Umständen fallen also die aitionastischen, überhaupt alle aitiogenen Bewegungen aus, während die Entfaltung der Laub- und Blumenblätter durch die selbstregulatorisch (autogen) gelenkte, specifische Wachsthumsthätigkeit in den antagonistischen Geweben bewirkt wird. Somit verhalten sich nunmehr die Blüthen, welche normalerweise Tagesbewegungen ausführen, wie die ephemeren (sich einmal öffnenden) Blüthen, die sich, wie schon früher (II, p. 385) bemerkt wurde, nicht scharf von den periodischen Blüthen unterscheiden lassen. Auch sind sowohl ephemere, wie periodische Blüthen mit kurzer oder längerer Lebensdauer bekannt[1]). Da diese durch die Aussenbedingungen modificirbar ist, so lässt sich unter Umständen, z. B. durch eine genügende Erniedrigung der Temperatur, die Lebensdauer einer kurzlebigen Blüthe so verlängern, dass eine Tagesbewegung möglich ist.

Wenn sich aber die Blüthen gewisser Pflanzen (z. B. Crocus) bei niedriger Temperatur oder bei schwacher Beleuchtung (Stellaria media) gar nicht öffnen, so ist dieses eine Folge davon, dass unter diesen (constanten) Bedingungen die Wachsthumsthätigkeit auf der Innenseite des Blumenblattes in keiner Entwickelungsphase in genügendem Maasse (relativ) gefördert wird, um das Auseinanderweichen der aneinander gepressten Blumenblätter zu bewirken. Dass diese aber während der Entwickelungsperiode (II, § 2) eine Bewegungsthätigkeit im Sinne der Oeffnungsbewegung anstreben, ergiebt sich aus den autogenen Lagenänderungen, welche ein Blumenblatt von Crocus, Tulipa u. s. w. durchmacht, nachdem ihm durch Entfernung der übrigen fünf Blumenblätter die Bewegungsfreiheit verschafft ist. Unter diesen Umständen krümmt sich das junge Blumenblatt soweit nach innen, dass es zuweilen mit der Längsachse der Blüthe einen rechten Winkel bildet. Mit der Zeit wird aber diese Krümmung schwächer und bei einem bestimmten (constanten) Temperaturgrad endlich soweit ausgeglichen, dass sich das Perigonblatt annähernd in der Lage befindet, die es in der geschlossenen, intacten Blüthe annimmt. Bei einer etwas höheren Temperatur wird also endlich eine Oeffnung der Blüthen erfolgen, die aber später eintritt und geringer ausfällt, als bei einer (constanten) günstigeren Temperatur. Da aber eine plötzliche Temperatursteigerung transitorisch eine über die Gleichgewichtslage hinausgehende Oeffnungsbewegung hervorruft (II, p. 477), so kann durch die Temperaturerhöhung vorübergehend eine Oeffnung der Blüthe von Crocus, Tulipa etc. auch dann bewirkt werden, wenn die Blüthe in demjenigen Gleichgewichtszustand geschlossen bleibt, welcher der erhöhten (constanten) Temperatur entspricht. Auch diese Betrachtungen gelten für die photo- und hydronastischen Reactionen.

---

1) Vgl. über die Lebensdauer der Blüthen etc. Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 32, 52; Hansgirg, Physiologisch. u. Phycophytolog. Untersuch. 1893, p. 15; Kerner, Pflanzenleben I. Aufl., 1891, p. 269.

Gegenüber den Blüthen, die unter normalen Verhältnissen cleistogam sind, kann man die Blüthen, welche sich nur unter ungewöhnlichen Aussenbedingungen nicht öffnen, facultativ cleistogam und zur Kennzeichnung des Factors, der hauptsächlich das Geschlossenbleiben verursacht, thermo-, photo- oder hydrocleistogam nennen (Hansgirg, l. c. p. 10). Uebrigens ist einleuchtend, dass sich eine facultativ cleistogame Blüthe unter Umständen (je nach Standort, Jahreszeit, Klima) auch unter den in der Natur gebotenen Bedingungen nicht öffnet, und dass ferner das Geschlossenbleiben durch das Zusammenwirken verschiedener Factoren bedingt sein kann.

Nutzen der Bewegungen. Die geringfügigen photo-, thermo- und hydronastischen Bewegungen sind wohl accessorische Reactionen, denen keine ökologische Bedeutung zukommt. Dagegen dürften die ansehnlichen Schliessungsbewegungen der Blüthen darauf berechnet sein, zur Nachtzeit (bezw. bei Nachtblühern zur Tageszeit) den Besuch von Insecten zu verhindern, oder die Sexualorgane gegen Beschädigung durch Thau, oder auch, bis zu einem gewissen Grade, gegen eine benachtheiligende Abkühlung zu schützen[1]. In solchem Sinne mag auch die Senkung der Blüthen- und Blüthenstandstiele wirken, durch welche die Blüthen gewisser Pflanzen während der Nacht in eine abwärts gerichtete Lage gebracht werden.

Bei Laubblättern muss die Bedeutung der Schlafbewegungen darin gesucht werden, dass durch die gegenseitige Annäherung oder Aneinanderpressung der Blätter und Blättchen (II, § 97) irgend ein Vortheil gewonnen wird. In der That wird durch diese Reduction der freien Oberfläche in heiteren Nächten die Strahlung und Abkühlung vermindert (II, p. 304, § 159), was wiederum zur Folge hat, dass sich, wie Ch. Darwin[2] fand, an die in Nachtstellung befindlichen Blätter weniger Thau absetzt, als an gleichartige Blätter, die durch eine entsprechende Bandagirung während der Nacht zwangsweise in Tagstellung erhalten werden. Da diese in Tagstellung erhaltenen Blätter in kühlen Nächten mehr litten, als die normal schlafenden Blätter, so nimmt Ch. Darwin (l. c.) an, dass die nyctinastischen Bewegungen darauf berechnet seien, die Schädigung durch eine vorübergehende nächtliche Abkühlung thunlichst zu verringern, während nach Stahl[3] der Nutzen der Schlafbewegungen darin bestehen soll, dass durch die Verringerung der Thaubildung die Verstopfung der Spaltöffnungen und damit die Sistirung der Transpiration verhütet wird (vgl. II, § 38). In wie weit von diesen Ansichten eine oder beide berechtigt sind, und ob noch andere ökologische Vortheile in Betracht kommen, müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

Jedenfalls ist schon aus dem Gesagten zu ersehen, dass diese aitionastischen Bewegungen eine verschiedenartige ökologische Bedeutung haben können, und wir werden noch bei Behandlung der Richtungsbewegungen erfahren (II, § 131, 132), dass in manchen Fällen Organe durch photonastische Reactionen in Verbindung mit tropistischen Bewegungen in eine bestimmte Lage gebracht werden, die auf die Ausnutzung des Lichtes oder auf die Vermeidung einer zu intensiven Lichtwirkung u. s. w. abzielt. Da aber eine allseitige Betrachtung der aitionastischen Bewegungen auch

---

1) Hansgirg, l. c. p. 175; Kerner, l. c. Bd. II, p. 112. Die Schutzmittel des Pollens 1873. C. K. Sprengel (Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau u. in d. Befruchtung d. Blumen 1793, p. 13) sieht in den Blüthenbewegungen eine Schutzeinrichtung für den Nektar.

2) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 240, 250, 340; Botan. Centralbl. 1881, Bd. 8, p. 77.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 81. — In dieser Schrift ist Näheres über die ökologische Bedeutung dieser Bewegungen zu finden.

die schwächeren Reactionen zu berücksichtigen hat, so kann man nicht, wie es Ch. Darwin (l. c. p. 253, 270) thut, aus teleologischen Rücksichten nur die ansehnlichen Schlafbewegungen als nyctinastische Bewegungen bezeichnen.

97. Verbreitung der photonastischen und der täglichen Bewegungen.

Auffällige Tagesbewegungen werden besonders von Laub- und Blüthenblättern verschiedener Pflanzen ausgeführt, und zwar werden diese nyctinastischen Bewegungen bei gewissen Pflanzen wesentlich durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung, bei anderen dagegen durch den Gang der Temperatur verursacht und regulirt. Nicht selten ist aber neben der photonastischen eine geringe oder ansehnliche thermonastische Reactionsfähigkeit ausgebildet. Da in diesem Falle



Fig. 57. Spross von Desmodium gyrans. A in Tagstellung. B in Nachtstellung (nach Darwin).

die Abnahme, bezw. die Zunahme von Licht und Temperatur in der Regel eine gleichsinnige Krümmungsreaction hervorrufen, so pflegen diese beiden Factoren in der Natur Morgens und Abends in demselben Sinne zu wirken, also sich zu unterstützen. An dieser Stelle wollen wir uns indess zunächst an Objecte halten, die allein oder vorwiegend photonastisch reagieren, bei denen also der tägliche Beleuchtungswechsel genügt, um, bei Constanz der Temperatur und der anderen Aussenbedingungen, die periodischen Schlafbewegungen hervorzurufen.

Derartige photonastische Schlafbewegungen bestehen im allgemeinen in Krümmungsreactionen, die durch Wachsthum oder durch Variation ausgeführt werden (II, § 78). Es ist auch bereits (II, p. 481) auf die ökologische Bedeutung hingewiesen, welche diese Bewegungen dann gewinnen, wenn sie ausgiebig genug sind, um Abends den Schluss von Blüthen oder das Aneinanderpressen von Laubblättern herbeizuführen.

Sind typische Bewegungsgelenke vorhanden, so werden in diesen vielfach mehr oder minder auffällige, tägliche Variationsbewegungen ausgeführt. Diese nyctinastischen Bewegungen findet man also bei den Blättern der meisten Leguminosen und Oxalideen, ferner bei den Blättern von Marsilia, Porliera, Portulaca, Phyllanthus Niruri u. s. w. Aus der Fig. 57 ist z. B. zu ersehen, dass Desmodium gyrans durch die Hebung der Blattstiele und die gleichzeitige Senkung der Blattlamina aus der Tagstellung (*A*) in die Nachtstellung (*B*) übergeht und damit ein ganz verändertes Aussehen gewinnt. Eine derartige Veränderung wird bei Oxalis acetosella[1]) durch die abendliche Senkung und das Zusammenschlagen, bei Trifolium durch die Hebung der 3 Blättchen herbeigeführt. Bei dem Fiederblatte von Amorpha (Fig. 58), Robinia u. s. w. bewegen sich die am Tage ausgebreiteten Blättchen Abends abwärts und legen sich in der Nachtstellung mit der Unterseite aneinander, während sich z. B. die Blättchen von Acacia lophantha, Mimosa pudica Abends erheben und mit der Oberseite aneinanderpressen[2]). Da sich bei Mimosa pudica am Abend zugleich der Hauptblattstiel senkt, so wird durch die abendliche nyctinastische Bewegung eine formal ähnliche Lagenänderung erzielt, wie durch die mechanische Reizung (Fig. 48, p. 433). Aus den mitgetheilten Beispielen ergiebt sich aber bereits, dass nur in einzelnen Fällen, neben der photonastischen auch die seismonastische Reizbarkeit ausgebildet ist und dass die Bedeutung der Gelenke zumeist in der Ausführung nyctinastischer Bewegungen zu suchen ist.

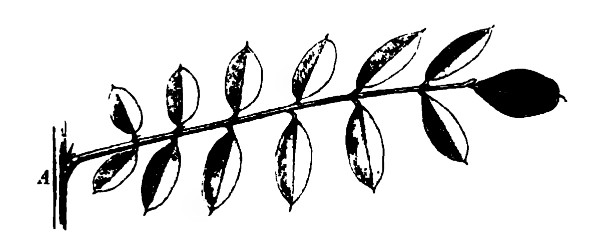




Fig. 58. Blatt von Amorpha fruticosa. *A* in Tagstellung. *B* in Nachtstellung.

---

1) Die Blättchen nehmen also eine ähnliche Stellung ein, wie nach mechanischer Reizung. Vgl. Fig. 49, p. 434.

2) Eine Zusammenstellung der Pflanzen mit Schlafbewegungen bei A. Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytolog. Unters. 1893; Neue Unters. über den Gamo- u. Karpotropismus, sowie über Reiz- u. Schlafbewegungen 1896 (Sitzungsb. d. Böhmisch. Ges. d. Wiss.); Beihefte z. botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 267, 272.) Vgl. ferner Pfeffer, Periodische Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 159 u. die dort citirte Lit. Zahlreiche Thatsachen u. Abbildungen bei Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881; ferner bei A. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I. p. 497. Weitere Thatsachen z. B. bei L. Popow, Botan. Jahresb. 1880, p. 278 (Gleditschia); Brückner, Botan. Centralbl. 1882, Bd. 12, p. 171; Vöchting, Bot. Ztg. 1888, p. 519 (Malvaceae); F. W. Oliver, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45, p. 52 (Abrus); G. Paoletti, Nuov. giornal. botan. Italian. 1892, Bd. 24, p. 65 (Porliera); Möbius, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 15, p. 8; Jost,

Während die nyctinastischen Variationsbewegungen, allerdings zum Theil mit allmählich nachlassender Amplitude, häufig bis gegen das Lebensende des Blattes andauern, werden die nyctinastischen Nutationsbewegungen nur durch die jeweils wachsthumsthätigen Partien des Blattstieles und der Blattlamina vermittelt. Demgemäss werden diese Bewegungen, je nach der Entwickelungsdauer des Blattes, nur während einiger Tage oder während einer längeren Zeit ausgeführt und mit dem Fortschreiten der Ausbildung allmählich eingestellt. Thatsächlich fallen aber bei den meisten Pflanzen die täglichen Bewegungen der noch wachsthumsthätigen, dorsiventralen Blattorgane gering aus. Dagegen sind Impatiens noli tangere und parviflora, Sigesbeckia orientalis (Pfeffer), Myriophyllum proserpinacoides (Stahl), Stellaria media (Batalin) Pflanzen, deren Laubblätter sich Abends ansehnlich erheben, während sich u. a. die Blätter von Nicotiana rustica, Chenopodium album, Amaranthus am Abend stark nach abwärts krümmen[1].

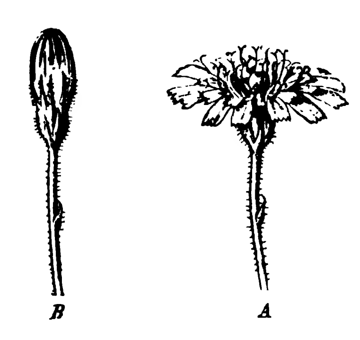


Fig. 59. Hieracium pilosella. A in Tagstellung. B in Nachtstellung.

Blüthen, die photonastische Schlafbewegungen ausführen, finden sich z B. bei verschiedenen Oxalideen, Mesembryanthemeen, Nymphaeaceen, Compositen[2]). Bei den letzteren wird die abendliche Schliessung des Köpfchens durch die Einkrümmung der Zungenblüthen, also bei Leontodon, Hieracium etc. (Fig. 59) durch die Action aller Einzelblüthen, bei Bellis u. s. w. durch die Bewegung der Randblüthen erzielt. Letztere vollführen übrigens bei Chrysanthemum u. s. w. am Abend die entgegengesetzte Bewegung, gehen also aus der ausgebreiteten Tagstellung in eine abwärts und rückwärts gekrümmte Lage über. Auch gibt es Blüthen, die auf Bestäubung durch Nachtschmetterlinge angewiesen sind, und die sich in zweckentsprechender Weise gerade am Abend öffnen und am Morgen wiederum schliessen[3]).

Eine photonastische Krümmungsthätigkeit kommt ferner den am Tage horizontalen oder abwärts gekrümmten Laubsprossen von Mimulus Tilingii zu, die sich Abends bis zur Verticalstellung erheben[4]). Vielleicht ist der Beleuchtungswechsel auch bei der Erzielung der abendlichen Senkung der Blüthenstände von

---

Bot. Ztg. 1897, p. 17; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 345; A. Ewart, Annals of Botan. 1897, Bd. 11, p. 439; Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 85 u. in den noch fernerhin zu citirenden Schriften. [L. Linsbauer, Ber. d. bot. Gesellsch 1903, p. 27.]

1) Weitere Thatsachen in den in der vorigen Anm. citirten Schriften von Hansgirg, Darwin, Pfeffer, Stahl, Jost u. s. w., sowie bei Batalin, Flora 1873, p. 437.

2) Weitere Beispiele bei Hansgirg, Pfeffer, Jost, l. c. Ferner Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 195, 210; Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 355; Kerner, Pflanzenleben Bd. 2, p. 208; A. Burgerstein, Ueber die nyctitrop. Bewegung. d. Perianthien 1887 u. Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1901, Nr. 6. Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 31; [R. Scott, Annals of Botan. 1903, Bd. 17, p. 761. [Sparmannia]]

3) Vgl. Hansgirg, l. c. 1893, p. 12; Oltmanns, l. c. 1895, p. 50.

4) Vöchting, Ber. d. bot. Gesellsch. 1898, p. 39.

Daucus, Falcaria, Scabiosa und der Blüthen von Viola betheiligt, die der Hauptsache nach durch die Erniedrigung der Temperatur veranlasst zu werden scheint[1].

Näheres über die Verbreitung und Gestaltung der Schlafbewegungen findet man in den citirten Schriften. Erwähnt sei noch, dass nach Morren[2] auch die Staubgefässe von Sparmannia africana Schlafbewegungen ausführen, die durch fernere Studien vermuthlich auch bei niederen Organismen aufgefunden werden.

Das Zustandekommen und die Mechanik der nyctinastischen Bewegungen wird später (II, § 103, 104) behandelt werden, und es genügt, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass die Variationsbewegungen auf ein kurzes Gelenk beschränkt sind, während bei den Nutationsbewegungen eine wachsende Partie von ansehnlicher Ausdehnung betheiligt sein kann. Unter Umständen ist sogar der grössere Theil des Blattes krümmungsthätig, und so kann es kommen, dass, wie bei den schlafenden Blumenblättern von Silene nutans u. s. w., ein Einrollen des Blattes eintritt[3]. Das ungleichzeitige Erlöschen des Wachsthums in den verschiedenen Partieen eines Organes bringt es aber mit sich, dass die wachsthums- und bewegungsthätige Zone mehr und mehr eingeengt wird (vgl. II, p. 11). So werden z. B. bei Malva die nyctinastischen Bewegungen zunächst in dem Blattstiel, schliesslich aber nur noch in dem Blattgelenk ausgeführt[4].

Die Bewegungen vollziehen sich zumeist in einer vertical oder anders gerichteten Ebene. In manchen Fällen wird indess eine complicirte Raumcurve beschrieben, und zuweilen wird eine Drehung ausgeführt, die z. B. bei Phyllanthus Niruri, Cassia u. s. w.[5] so weit geht, dass sich die am Abend (vgl. Amorpha, Fig. 58, p. 483) abwärts schlagenden Blättchen in der Nachtstellung mit ihren morphologischen Oberseiten berühren. Diese, sowie die schwächeren Drehungen der Blättchen von Mimosa pudica, sind natürlich, wie alle aitionastischen Bewegungen, durch den Bau des Bewegungsorganes fest bestimmt, und zwar wird die Blättchendrehung von Mimosa, vielleicht auch von Phyllanthus niruri, in dem Bewegungsgelenke nicht durch eine echte Torsion, sondern durch Bewegungen in zwei verschiedenen Ebenen erzielt[6]. Wie bei anderen Bewegungsvorgängen (II, § 77) rückt das sich nyctinastisch bewegende Organ entweder ziemlich gleichmässig oder auch stossweise fort. Jedoch ist zu untersuchen, ob das auffällige stossweise Fortrücken, das Darwin[7] an dem Blatte von Averrhoa bilimbi beobachtete, nicht etwa durch die Bethätigung autonomer Bewegungen bedingt ist.

---

1) Lit. bei Hansgirg, l. c. 1893, p. 88; Vöchting, l. c. 1898, p. 42 u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 285; Pfeffer, Period. Beweg. 1875, p. 162; Wittrock, Bot. Centralbl. 1883, Bd. 16, p. 220; Kerner, Pflanzenleben Bd. I, p. 494; Bd. II, p. 120. — Nach E. Knoch (Bibliothec. botanica 1899, Heft 47, p. 17) werden die Blüthenknospen von Victoria regia und Nymphaea blanda durch die Krümmung des Blüthenstiels am Abend unter die Wasserfläche geführt. Ob diese periodische Bewegung wesentlich durch Licht, Temperatur oder andere Factoren verursacht wird, ist nicht untersucht.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 162.

3) Vgl. Hansgirg, l. c. 1893, p. 13.

4) Vöchting, Bot. Ztg. 1888, p. 519.

5) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 159; Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 335.

6) Schwendener, Gesammelt. botan. Mittheil. 1897, Bd. II, p. 214, 242.

7) Ch. Darwin, l. c. p. 282. Vgl. auch M. M. Dewèvre u. E. Bordage, Revue générale d. Botan. 1892, Bd. 4, p. 77.

Wird die weitere Bewegung eines Blattes durch das Anpressen an den Stengel, an ein anderes Blatt u. s. w. unmöglich gemacht, so dauern doch die Krümmungsbestrebungen in der activen Zone fort, so dass der gegen die Widerlage ausgeübte Druck bis zu einem Maximum zunimmt, und dann so lange abnimmt, bis endlich die rückgängige Bewegung beginnt. Demgemäss geht z. B. die Krümmungsbewegung eines Blättchens von Acacia lophantha oder Mimosa viel weiter, wenn die mechanische Hemmung durch die Entfernung des gegenüberliegenden Blättchens beseitigt ist. In diesem Falle beginnt, wie bei anderen freien Blättern, die rückgängige Bewegung bald nach der Erreichung der extremen Nachtstellung. Die Sistirung der Bewegung und die längere Dauer der Aneinanderpressung in dem intacten Blatte findet also in dem Gesagten seine einfache Erklärung [1]).

Die Berücksichtigung der Blüthen- und Laubblätter u. s. w. lässt ohne weiteres erkennen, dass die Blattorgane einer Pflanze zu verschiedenartigen oder verschieden gerichteten Bewegungen befähigt sein können. In dieser Hinsicht können sogar die Theile desselben Blattes Differenzen bieten. Ich erinnere daran, dass sich bei Desmodium gyrans (Fig. 57, p. 482) und bei Phaseolus vulgaris am Abend der Blattstiel hebt, während sich die Blattlamina senkt. Auch bei Mimosa pudica bewegen sich der primäre Blattstiel und die Blättchen nicht in derselben Richtung (vgl. Fig. 48, p. 433). Ferner führen an dem Fingerblatt bestimmter Lupinus-Arten einige Blättchen bei dem Uebergang in die Nachtstellung eine Hebungs-, andere eine Senkungsbewegung aus. Weiter nennt Darwin einige Pflanzen, bei denen sich die Cotyledonen anders bewegen als die Laubblätter; und bei den jungen Cotyledonen von Trifolium strictum wird ausser der Gelenkbewegung eine Drehung des Blattstiels ausgeführt (Darwin, l. c. p. 267). Erwähnt sei noch, dass bei Bauhinia am Abend eine Lagenänderung des Blattes und ausserdem ein Zusammenfalten der Lamina eintritt (Darwin, l. c. p. 318. Es ist auch leicht zu verstehen, dass die Blätter durch die abendliche Bewegung zwar vielfach, aber nicht in allen Fällen, in eine Lage gebracht werden, die derjenigen ähnelt, welche sie in der Knospenlage einnahmen[2]).

Da die hier behandelten Tagesbewegungen durch photonastische Reactionen, in Verbindung mit Nachwirkungsbewegungen, zu Stande kommen, so wird jederzeit durch Verdunklung, bezw. durch Erhellung, eine mehr oder weniger ansehnliche Krümmungsbewegung hervorgerufen, die gleichsinnig mit derjenigen nyctinastischen Bewegung gerichtet ist, die am Abend, bezw. am Morgen, eintritt (vgl. II, § 98). In beiden Fällen pflegt die Bewegung, und zwar zum Theil erheblich, über diejenige Gleichgewichtslage hinauszugehen, die bei constanter Beleuchtung oder Dunkelheit angenommen wird (vgl. II, p. 477). Daher kommt es, dass z. B. eine schlafende Blüthe in den Morgenstunden die ansehnlichste Oeffnungsweite erreicht (vgl. II, § 101).

Mit dem Wechsel der (constanten) Beleuchtung wird die Gleichgewichtslage wohl in allen Fällen, jedoch in verschiedenem Grade, verschoben. Verhältnissmässig gering fällt diese Verschiebung z. B. bei Phaseolus und Acacia lophantha aus, deren Blätter und Blättchen bei einer durch Verdunklung hervorgerufenen Bewegung ungefähr in die frühere Lage zurückkehren, die, wenigstens von einem Theil der Blätter, annähernd bewahrt wird, auch dann, wenn die Pflanze dauernd im Dunkeln verbleibt. Dagegen nehmen u. a. die Blätter von

---

1) Pfeffer, l. c. p. 48, 160 Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 480.
2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 160; R. Diez, Flora 1887, p. 577.

Impatiens noli tangere und Chenopodium album im Dunkeln eine Gleichgewichtslage an, die zwischen Tag- und Nachtstellung liegt, und sich, je nach der Pflanzenart, dieser oder jener Lage nähert. Aehnlich verhalten sich die Blüthen, welche nyctinastische Bewegungen ausführen [1]).

Derartige photonastische Verschiebungen der Gleichgewichtslage treten aber auch bei Organen ein, die in Folge des täglichen Beleuchtungswechsels keine auffälligen Schlafbewegungen ausführen, weil sie auf diesen Lichtwechsel nicht schnell genug oder doch nicht derart reagiren, dass eine Krümmungsbewegung entsteht (II, § 96). Diese photonastischen Reactionen spielen in der That in vielen Fällen eine gewisse und zum Theil eine hervorragende Rolle bei der Herstellung der Gleichgewichtslage, die dorsiventrale Organe annehmen. Da sich diese Gleichgewichtslage aber im allgemeinen als Resultante aus dem Zusammengreifen von heteronastischen, tropistischen und anderweitigen Reactionen und Factoren ergiebt, so kann erst später (II, § 101, 102, 131, 132) auf die Mitbetheiligung der photonastischen, thermonastischen u. s. w. Vorgänge eingegangen werden. Indess sei schon hier darauf hingewiesen, dass z. B. die Blätter von Taraxacum officinale, Plantago media, Primula elatior, zum Theil in Folge von photonastischen Wirkungen, an tiefschattigen Standorten eine aufstrebende, bei starker (diffuser) Beleuchtung aber eine mehr oder minder horizontale Lage annehmen, so dass zuweilen die Blattrosette dem Boden angepresst ist. Demgemäss wird bei den Blättern dieser und vieler anderer Pflanzen durch Beleuchtung die epinastische, durch Verdunklung die hyponastische Wachsthumsthätigkeit gefördert (vgl. II, p. 83), und man kann sich leicht überzeugen, dass nach der Lichtentziehung die noch wachsthumsthätigen Blätter allmählich in eine steilere Lage übergeführt werden. Umgekehrt wird bei den Blättern von Impatiens, Helianthus annuus, Ceratophyllum, Myriophyllum etc. durch Verdunklung eine Förderung der epinastischen Wachsthumsthätigkeit und dadurch eine mehr oder minder ansehnliche Rückwärtskrümmung der Blätter verursacht [2]).

Wie schon erwähnt, finden sich analoge Verhältnisse bei den schlafenden Blüthen und auch bei gewissen Blüthen, die keine auffälligen Schlafbewegungen ausführen. Zu letzteren gehören z. B. die Blüthen von Stellaria media, Holosteum umbellatum, Veronica hederifolia, Drosera rotundifolia, die bei schwacher Beleuchtung verblühen, ohne sich jemals zu öffnen, die also photocleistogam sind [3]). Besonders bei Stellaria media tritt erst bei ansehnlicher Helligkeit die Oeffnung der Blüthen ein, die z. B. hinter einem Nordfenster auszubleiben pflegt.

Alle unsere Betrachtungen, die sich nur auf mässige Lichtintensitäten

---

1) Vgl. z. B. Pfeffer, l. c. p. 19, 38, 49. Die Gleichgewichtslage ändert sich natürlich bei Constanz der Ausseneinflüsse aus inneren Ursachen. Vgl. II, § 79, p. 480, sowie Pfeffer, l. c. p. 49 etc.; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 382.

2) Lit. A. B. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 16; W. Detmer, Bot. Ztg. 1882, p. 787; Wiesner, Bot. Ztg. 1884, p. 677; S. H. Vines, Annals of Botany 1889, Bd. III, p. 421; F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 272; Möbius, Biolog. Centralblatt 1894, Bd. 15, p. 8, 14.

3) Lit. Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 180; A. Hansgirg, Physiol. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 27, 45, 53; [Beihefte z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 271]; Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 31; Leclerc du Sablon, Rev. général. d. Botan. 1900, Bd. 12, p. 305. Vgl. dieses Buch II, p. 480.

beziehen, lassen die Frage offen, ob und in wie weit durch eine weitere und genügende Steigerung der diffusen Beleuchtung eine Umkehrung der photonastischen Reaction (Bewegungsrichtung) eintritt (vgl. II, p. 480). In dieser Richtung fehlen ausgedehnte und kritische Studien, denn die Experimente, in welchen durch eine einseitige Sonnenwirkung Blattbewegungen[1]) hervorgerufen wurden, geben auf unsere Frage keine Antwort. Thatsächlich wird aber durch eine starke, diffuse Beleuchtung eine Senkung der Blättchen von Oxalis[2]) bewirkt, und nach Ewart (l. c.) scheint bei verschiedenen Blättern, die Variationsbewegungen ausführen, durch eine genügende (supraoptimale) Steigerung der (diffusen) Lichtintensität eine Umkehrung verursacht zu werden. Anscheinend beruht es auch auf einer derartigen Umkehrung der heteronastischen Wachsthumsverhältnisse, dass sich, wie Oltmanns[3]) fand, die Blüthen von Tragopogon brevirostris sowohl bei genügender Abnahme, als auch bei genügender Erhöhung der Beleuchtung schliessen.

§ 98. Entstehung der photonastischen Tagesperiode.

Es wurde schon (II, p. 479) hervorgehoben, dass durch den täglichen Beleuchtungswechsel in den photonastisch reagirenden Organen rhythmische Tagesbewegungen verursacht werden, die Nachwirkungsbewegungen zur Folge haben, und dass durch das Zusammenwirken dieser Nachwirkungsbewegungen und der sich an jedem Morgen und Abend wiederholenden photonastischen Wirkungen die nyctinastischen Bewegungen verstärkt und regulirt werden.

Die Realität dieser Nachwirkungen ergiebt sich daraus, dass die Tagesbewegungen eine specifisch verschiedene Zeit hindurch in einem ähnlichen Tempo, aber mit allmählich nachlassender Amplitude, fortgesetzt werden, wenn die photo-

---

1) Es ist lange bekannt, dass, durch einseitige Besonnung, in den Bewegungsgelenken von Acacia, Mimosa, Robinia etc. eine nach dem Lichte hin gerichtete Krümmung und damit, unter entsprechender Bewegung der Blattlamina, eine partielle oder vollständige Profilstellung des Blattes erzielt wird. Es handelt sich hierbei, analog wie bei der einseitigen Wirkung von diffusem Licht auf Gelenke, um eine heliotropische Krümmung, die durch die relativ höhere Turgorsenkung in der stärker beleuchteten Seite erzielt wird (vgl. II, § 129). Diese zuweilen als Tagesschlaf bezeichnete Reaction, durch die zweckentsprechend die Transpiration vermindert und das Chlorophyll geschützt wird (Wiesner, Die natürl. Einrichtungen zum Schutze d. Chlorophylls 1875, p. 62; Stahl, Bot. Ztg. 1897, p. 91), hat Ch. Darwin Paraheliotropismus genannt. Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 62 u. die hier citirte Lit. Ferner Ch. Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 579; Hansgirg, 1893, l. c. p. 134; Oltmanns, Flora 1892, p. 238; W. P. Wilson, Contributions from the Botanic. Laboratory of the University of Pennsylvania 1892, Bd. I, p. 66; Ewart, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 447; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 385. Dass dieser Erfolg nicht durch einseitige Erwärmung erzielt wird, ergiebt sich daraus, dass die Reaction auch an submersen Objecten eintritt und, wie andere Lichtreactionen (II, § 113), hauptsächlich durch die blauen und stärker brechbaren Strahlen verursacht wird (Ewart, l. c. p. 451, 480; J. M. Macfarlane, Bot. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 136). Ueber den Einfluss höherer Temperatur vgl. II, § 99.

2) Pfeffer, l. c. p. 60.

3) Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 51.

nastischen Wirkungen aufhören, wenn also die bisher dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzte Pflanze in constante Beleuchtung oder Dunkelheit gebracht wird. In beiden Fällen dauert es, z. B. bei den Blättern von Acacia lophantha, Mimosa pudica, Impatiens noli tangere, Sigesbeckia orientalis, 4 bis 8 Tage, bevor die zunächst ansehnlichen Nachwirkungsbewegungen unmerklich werden, während diese im Dunkeln bei den Blüthen von Oxalis rosea in 3—4 Tagen, bei den Blüthen von Bellis perennis in 1—2 Tagen ausklingen[1]).

Nach einer solchen Aufhebung der Tagesperiode nehmen die Blätter die den Beleuchtungs- und den übrigen Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage an (II, p. 487) und stellen, bei Constanz der Aussenbedingungen, die Krümmungsbewegungen ein, sofern sie nicht mit einer autonomen Bewegungsthätigkeit ausgestattet sind, die naturgemäss fortdauert (II, § 79). Ueberhaupt sind diese Blätter, sofern die übrigen Aussenbedingungen günstig sind (über Dunkelstarre vgl. II, § 105), in vollem Maasse actions- und reactionsfähig. Demgemäss ist eine Pflanze, bei der die Tagesperiode durch dauernde Beleuchtung eliminirt wurde, auch photonastisch empfindlich, und wird durch die Lichtentziehung zu einer Krümmungsreaction veranlasst, die gleichsinnig mit der abendlichen Schlafbewegung gerichtet ist. Während aber in meinen Versuchen die Blättchen von Acacia lophantha und Trifolium pratense, sowie das Endblatt von Desmodium gyrans (Fig. 57, p. 482) bei einer plötzlichen Verdunklung im Laufe von $^3/_4$—2 Stunden in die volle Nachtstellung übergingen, wurde diese nicht ganz erreicht von den Blättern der Impatiens noli tangere, die sich immerhin sehr erheblich senkten. Die Blätter von Sigesbeckia orientalis bewegten sich aber nur um 10—30 Grad, obgleich bei der normalen Tagesbewegung die abendliche Senkung gegen 100 Grad beträgt[2]).

Uebrigens gewähren auch die dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzten Pflanzen einen Maassstab für die photonastische Reizbarkeit und Reactionsgrösse. Denn durch eine Verdunklung während der Tageszeit wird bei Sigesbeckia nur eine geringe, bei Acacia und den anderen oben genannten Pflanzen aber eine ansehnliche photonastische Krümmung verursacht. Im allgemeinen pflegt diese photonastische Reaction bei den Variationsbewegungen ansehnlicher auszufallen als bei den Nutationsbewegungen. Indess reagiren die Gelenke von Portulaca sativa nur schwach, die nutirenden Blätter von Impatiens noli tangere und parviflora aber stark photonastisch[3]).

Nach der Eliminirung der Tagesperiode durch künstliche Beleuchtung beschränkt sich die photonastische Reaction nicht auf einen einmaligen Hin- und Hergang, sondern dieselbe hat, analog wie die Tagesperiode, Nachwirkungen zur Folge, die natürlich nicht ansehnlich sein können, wenn die photonastische Krümmungsbewegung nur gering ausfällt. In diesem Falle, der bei Sigesbeckia vorliegt, lässt sich dann schön das Zustandekommen der vollen Bewegungsamplitude durch das Zusammenwirken der Nachschwingungen und der sich rhythmisch wiederholenden, neuen photonastischen Wirkungen verfolgen. Zu

---

1) Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 34 ff.

2) Pfeffer, l. c. p. 39. Die von mir als Sigesbeckia flexuosa bezeichnete Pflanze erwies sich bei näherer Bestimmung als eine Form von Sigesbeckia orientalis L.

3) Pfeffer, l. c. p. 15, 39.

einem derartigen Versuche diente mir (l. c. p. 40) u. a. eine Sigesbeckia orientalis, die jedesmal zwischen 8 Vormittags und 4 Nachmittags verdunkelt wurde, nachdem zuvor durch eine 5tägige, constante Beleuchtung die Tagesperiode aufgehoben war. Unter diesen Umständen rief die erste Verdunklung eine Krümmungsbewegung von 10—30 Grad hervor, die infolge der Verdunklung am 2. Tage auf 15—45 Grad, am 4. Tage auf 40—80 Grad stieg und am 5. Tage 70—100 Grad, d. h. ungefähr diejenige Bewegungsgrösse erreichte, die bei den normalen Schlafbewegungen ausgeführt wird.

Diese Induction und Summation ist natürlich nicht so deutlich oder auch gar nicht zu verfolgen, wenn nach der Eliminirung der Tagesperiode schon die erste Verdunklung die volle nyctinastische Bewegung oder doch eine sehr ansehnliche photonastische Krümmungsreaction verursacht. Jedoch wird bei Acacia lophantha, deren Blättchen durch die erste Verdunklung zum Aneinanderlegen gebracht werden, die Accumulation dadurch bemerklich, dass (nach zuvoriger Eliminirung der Tagesperiode) im Dunkeln als Nachwirkung nur ein 2maliger Hin- und Hergang, nach völliger Induction der Tagesperiode aber ein 4—5maliger Hin- und Hergang stattfindet.

Aus den mitgetheilten Thatsachen geht mit aller Sicherheit hervor, dass die nyctinastische Periodicität, und ebenso ihre Nachschwingungen, durch die photonastischen Reactionen veranlasst und inducirt werden, die sich mit dem Tageswechsel rhythmisch wiederholen. Ebenso ist, wie früher (II, p. 255) dargethan wurde, nicht daran zu zweifeln, dass in analoger Weise die tägliche Periodicität der Zuwachsbewegung und die sich anschliessenden Nachwirkungen zu Stande kommen. Eine derartige photonastische Periodicität muss ja stets erzielt werden, wenn die Zuwachsbewegung oder die Expansionsenergie (bezw. die von dieser abhängige Krümmungsthätigkeit) durch den Beleuchtungswechsel modificirt werden[1]. Zur Erzeugung der Tagesperiode sind also die photonastischen Reactionen unentbehrlich, nicht aber die Nachwirkungen. Diese sind indess von Bedeutung, damit trotz einer geringen, primären photonastischen Reaction eine ansehnliche tägliche Bewegungsamplitude erzielt wird, durch welche der Verlauf der Tagesbewegungen sich auch dann regelmässiger gestaltet, wenn schon der einzelne Lichtwechsel einen ansehnlichen Reactionserfolg hat.

Zur Versinnlichung des Zusammenwirkens dieser Nachschwingungen und der neuen Anstösse kann man immerhin an ein Pendel denken, dessen Schwingungsamplitude ebenfalls durch die fortdauernde Summation der Nachschwingung und des rechtzeitigen neuen Anstosses allmählich erheblich und bis zu einem gewissen Grenzwerth vergrössert werden kann, und das nach dem Sistiren der äusseren Anstösse eine gewisse Zeit mit nachlassender Amplitude in demselben Rhythmus weiterschwingt[2]. Natürlich handelt es sich nur um eine äussere Aehnlichkeit, denn factisch kommen die Nachwirkungen und ebenso die primären

---

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 248, 252, wo auch das Zustandekommen rhythmischer Vorgänge allgemein behandelt ist. [Ueber die schwache Nachwirkung rhythmisch wiederholter, geotropischer oder heliotropischer Reizungen vgl. Fr. Darwin und D. Pertz, Annals of Botany 1903, Bd. 17, p. 93.]

2) Pfeffer, l. c. Ich verstehe nicht, wie Schwendener (1897, Gesammelt. Botan. Mittheil. Bd. II, p. 241) darüber in Zweifel sein kann, dass ich den Vergleich mit dem Pendel nur als ein Bild zur äusserlichen Veranschaulichung benutzte.

Reactionen im Organismus durch eine verwickelte physiologische Reaction zu Stande (vgl. II, p. 479). Aber auch ohne dass diese Processe causal aufgeklärt sind, können wir sachgemäss mit den Nachwirkungen als mit empirisch ermittelten Thatsachen rechnen. Da wir ferner erfahrungsgemäss wissen, dass nur gewisse Bewegungs- und anderweitige Reactionen Nachwirkungen zur Folge haben (vgl. II, p. 245, 257), dass diese ferner bei verschiedenartigen Processen und bei differenten Organismen für dieselbe Reaction verschieden ausfallen, so sind auch in Bezug auf die nyctinastischen Nachwirkungen specifische Verschiedenheiten zu erwarten. Thatsächlich wissen wir, dass diese Nachwirkungen bei gewissen Pflanzen längere Zeit anhalten, bei anderen aber nur einen Tag, und zwar auch dann, wenn diese Pflanzen zuvor, unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels, die ansehnlichsten Schlafbewegungen ausgeführt hatten (II, p. 482). Letztere scheinen in der That bei den Blüthen gewisser Pflanzen keine merklichen Nachwirkungen zu veranlassen, die unter anderm auch bei den ansehnlichen thermonastischen Bewegungen der Blüthen von Crocus und Tulipa fehlen oder sehr gering ausfallen [1]).

Da die Nachwirkungen annähernd das Tempo der vorausgegangenen nyctinastischen Bewegungen einhalten, so ist in der Natur, unter normalen Verhältnissen, im allgemeinen ein förderliches Zusammenwirken der photonastischen und der Nachwirkungs-Bewegungen gesichert (vgl. II, § 101). Zu berücksichtigen ist aber unter anderm, dass die successiven Nachschwingungen nicht so genau isochron ausfallen wie bei einem Pendel, und dass in demselben Organ durch entsprechende Regelung des Beleuchtungswechsels eine photonastische Periodicität und damit eine Nachschwingung inducirt werden kann, deren Rhythmus weniger oder mehr als 24 Stunden beträgt [2]).

Beachtenswerth ist, dass die nyctinastischen Nachwirkungen verhältnissmässig schnell ausklingen, dass sie also nicht erblich geworden sind, obgleich sie unter dem Einfluss des Tageswechsels in einer gewaltigen Zahl aufeinanderfolgender Generationen in demselben Rhythmus wiederholt wurden. Es ist übrigens schon früher (II, p. 245) auf dieses interessante Factum hingewiesen, sowie darauf, dass sich ein analoges Verhalten bei den meisten Nachwirkungen zeigt, und dass empirisch nur in vereinzelten Fällen allmählich eine erbliche Fixirung einer gesetzmässigen aitiogenen Reaction gelungen ist.

Aus den empirischen Erfahrungen ergiebt sich zugleich, dass die hier behandelte tägliche Periodicität nur durch die Ausnutzung der photonastischen Reactionsfähigkeit, also nicht durch die zeitliche Regulation einer inhärenten (erblich überkommenen) Bewegungsthätigkeit zu Stande kommt. Denn das geht daraus hervor, dass bei continuirlicher, constanter Beleuchtung (sofern autonome Bewegungen fehlen) die Krümmungsthätigkeit gänzlich eingestellt wird, während sich die photonastische Reactionsfähigkeit im vollsten Maasse erhält. Dass diese und andere Reactionsfähigkeiten bestehen bleiben, ist, wie die Fortdauer der Entwickelung und der autonomen Krümmungsbewegungen (II, § 79), zugleich ein Beweis

1) Pfeffer, l. c. p. 133; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 349.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 39, 43, 53. — Die Reactionszeit lässt natürlich nur eine Verkürzung des Rhythmus bis zu einem specifisch verschiedenen Grad zu. — Ueber die verhältnissmässig langsame Reaction der Zuwachsbewegung bei Schwankungen der Lichtstärke vgl. diesen Bd. II, p. 109.

dafür, dass sich die Pflanze unter den genannten Bedingungen in einem völlig actions- und reactionsfähigen Zustand befindet. Sofern aber die dauernd thätigen autonomen Bewegungen, wie z. B. bei den Blättchen von Oxalis, Trifolium und bei dem Endblatt von Desmodium gyrans, in einem $^3/_4$—4 stündigen Rhythmus vor sich gehen (II, Fig. 35, p. 383), so ist ohne weiteres klar, dass die Tagesbewegungen nicht durch die Regulirung der spontanen Bewegungen erzielt werden, die während der Schlafbewegungen und nach der Eliminirung dieser annähernd in dem früheren Tempo fortdauern[1]). Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass in einem anderen Falle ein bestimmter Rhythmus auf der Regulation einer inhärenten Periodicität beruht, wie dieses wenigstens zum Theil bei dem Zustandekommen der Jahresperiode (II, p. 272) und gewisser anderer Vorgänge zutrifft.

Die Ausstattung mit der photonastischen Reactionsfähigkeit fordert natürlich nicht die gleichzeitige Ausbildung von andersgearteten Sensibilitäten (I, p. 14). So ist in vielen Fällen die photonastische Fähigkeit nicht mit einer auffälligen thermonastischen verknüpft (II, § 96). Weiter reagiren die meisten nyctinastischen Organe nicht auf mechanische Anstösse, die aber z. B. bei den Blättern von Mimosa und Oxalis eine Reizbewegung auslösen[2]). Ferner finden sich erhebliche autonome Krümmungsbewegungen wohl bei gewissen Blättern, fehlen aber den meisten schlafthätigen Organen (z. B. den Blättern von Acacia lophantha, Impatiens, Sigesbeckia), während andererseits die lebhaft autonom bewegten Seitenblättchen von Desmodium gyrans (Fig. 57, p. 383) keine merklichen Schlafbewegungen ausführen[3]).

Historisches. Schlafbewegungen einzelner Pflanzen werden schon von Plinius, Albertus Magnus u. s. w. erwähnt, doch wurde erst durch Linné die grössere Verbreitung nyctinastischer Bewegungen bei Blättern und Blüthen bekannt[4]). Bei den ferneren Studien, die sich theilweise mit der Mechanik (vgl. II, § 103, 104), theilweise mit den Ursachen dieser Bewegungen beschäftigten, blieb unentschieden, ob die Tagesperiode durch den täglichen Beleuchtungswechsel (oder Temperaturwechsel) erst geschaffen wird oder durch die Regulation einer erblich überkommenen Periodicität zu Stande kommt. A. P. de Candolle, welcher zunächst die zuerst genannte Annahme für wahrscheinlicher hielt, scheint fernerhin eine erbliche Periodicität angenommen zu haben[5]). Dieser Ansicht schliessen sich auch mehr oder weniger Dutrochet[6]), Sachs[7]), Hofmeister[8]) an, die, so weit mir bekannt, dem Beleuchtungswechsel nur einen regulirenden Einfluss zuschreiben und die Fortdauer der Bewegungen im Dunkeln entweder auf diese erbliche Periodicität oder auf unvollkommenen Lichtabschluss schieben. Durch

1) Pfeffer, l. c. p. 35, 52. Vgl. auch diesen Bd. II, § 79, 81.

2) Umgekehrt führen von den mechanisch reizbaren Organen z. B. die Staubfäden der Cynareen, verschiedene Narben, ferner die Ranken, die Blätter von Dionaea (Munk, Die elektrischen u. Bewegungserscheinungen von Dionaea 1876, p. 101), von Drosera rotundifolia (Kabsch, Bot. Ztg. 1860, p. 247) keine Schlafbewegungen aus.

3) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 308.

4) Näheres über die historische Entwickelung bei Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 30, 163.

5) A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol., übers. v. Röper 1835, Bd. 2, p. 640.

6) Dutrochet, Mémoires p. serv. à l'histoire etc. Brüssel 1837, p. 287.

7) Sachs, Flora 1863, p. 469.

8) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 331.

meine Untersuchungen (1876, l. c.) wurde dann diese Fortdauer als Nachwirkung der inducirten Tagesperiode erkannt, überhaupt die Ursache und die Mechanik der Tagesbewegungen näher festgestellt. So wurde auch constatirt, dass die Tagesbewegungen nicht nur durch den Beleuchtungswechsel, sondern auch in bestimmten Fällen durch den Temperaturwechsel (bezw. durch Combinationen) verursacht werden, den Royer[1]) mit Unrecht als die alleinige Ursache der Schlafbewegungen der Blüthen angesprochen hatte. Aus dem schon Mitgetheilten ergiebt sich auch, dass die Tagesbewegungen nicht, wie Ch. Darwin will, durch die Modification der Circumnutationsbewegungen zu Stande kommen (vgl. II, p. 369), und dass man nicht berechtigt ist, mit diesem Forscher die Nachwirkungsbewegungen als ein Erblichkeitsphänomen anzusprechen (vgl. II, p. 245).

Methodisches. Zur künstlichen Beleuchtung dienten in meinen Versuchen 2 Argandbrenner, deren Strahlen, um die Erwärmung der Pflanze zu vermeiden, eine Wasserschicht zu passiren hatten[2]). Natürlich wird man heute dem Auerlicht oder dem elektrischen Licht den Vorzug geben. Zur Wiederinduction der Periodicität ist aber elektrisches Glühlicht minder geeignet, da dieses Licht verhältnissmässig wenig stark brechbare Strahlen enthält, denen, analog wie bei anderen Wachsthums- und Bewegungsvorgängen, die höchste photonastische Wirkung zukommt[3]). Uebrigens wurde auch während der Mitternachtsonne in Alten (Norwegen) an einigen Pflanzen die Einstellung der Schlafbewegungen beobachtet[4]).

Mit Hilfe der künstlichen Beleuchtung kann man auch die Beleuchtungszeit und damit die Tagstellung der Organe auf die Nachtzeit verlegen und das Zeitmaass der Rhythmik modificiren (vgl. Pfeffer, l. c. p. 40, 55).

Die Versuche im Dunkeln sind nur entscheidend, wenn durch die Lichtentziehung die Actionsfähigkeit nicht ernstlich beeinträchtigt wird (vgl. II, p. 105).

Ueber Messung der Bewegungen vgl. II, p. 387. Ueber Registriren der Bewegungen siehe Baranetzky, Ber. d. bot. Gesellschaft 1899, p. 190; dieses Buch II, p. 24.

§ 99. Thermonastische Krümmungsbewegungen.

Wir sehen hier von der formalen Bedeutung der Wärme, also davon ab, dass die Bewegungsthätigkeit durch die Veränderung der Temperatur beschleunigt und verlangsamt wird (II, § 22, 105), und fassen nur diejenigen Krümmungsbewegungen in das Auge, die bei einer Temperaturveränderung durch eine thermonastische Reaction verursacht werden (II, p. 83).

Eine solche (durch Wachsthum vermittelte) thermonastische Reactionsfähigkeit ist in einem hohen Grade bei verschiedenen Blüthen ausgebildet, die durch Erniedrigung der (infraoptimalen) Temperatur zu einer Schliessungsbewegung, durch Erhöhung der Temperatur zu einer Oeffnungsbewegung veranlasst werden. Besonders empfindlich sind die Blüthen von Crocus vernus, luteus etc. und

---

1) Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 355. Vgl. Pfeffer, l. c. p. 170.

2) Pfeffer, l. c. p. 31. An dieser Stelle sind auch die Versuche anderer Forscher erwähnt.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 67 u. dieses Buch II, p. 120, § 105.

4) Vgl. Schübler, Die Pflanzenwelt Norwegens 1873, p. 88; Botan. Jahresb. 1880, p. 262.

Tulipa Gesneriana, die schon auf eine Wärmeänderung von 0,5 C. merklich reagiren, und die z. B. durch die Erhöhung der Temperatur von 12 auf 22 C. in einigen Minuten aus dem geschlossenen in den geöffneten Zustand übergeführt werden (Fig. 60). Langsamer und schwächer reagiren die Blüthen von Adonis vernalis, Ornithogalum umbellatum, Colchicum autumnale, und noch weniger empfindlich sind die Blüthen von Ranunculus ficaria, Anemone nemorosa, Malope trifida, die aber immerhin auf eine Temperaturveränderung von 5—10 C. mit einer deutlichen Bewegung antworten. Dagegen wird durch eine solche Temperaturänderung bei den Blüthen von Oxalis rosea, Nymphaea alba, Leontodon, Taraxacum u. s. w. nur eine geringe thermonastische Bewegung hervorgerufen[1]).

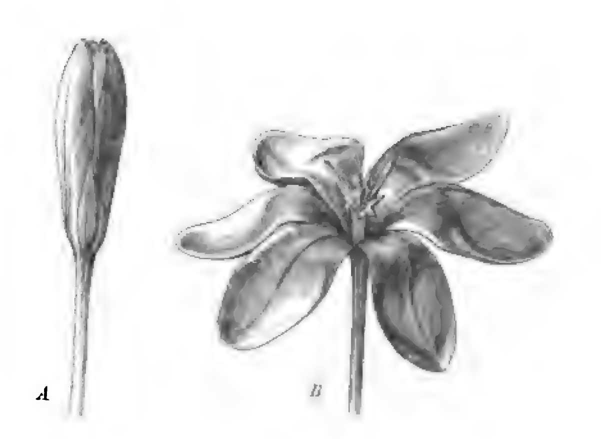


Fig. 60. Blüthe von Crocus luteus. *A* geschlossen. *B* durch Erhöhung der Temperatur geöffnet.

Die Laubblätter reagiren zumeist nur schwach auf Temperaturschwankungen, die aber z. B. in den Gelenken der Blättchen von Oxalis acetosella, Desmodium gyrans, Averrhoa bilimbi, Mimosa pudica u. s. w. eine merkliche thermonastische Krümmungsbewegung verursachen[2]). Auch ist schon (II, p. 457) erwähnt, dass sich das Blatt von Aldrovandia erst bei genügender Erhöhung der Temperatur öffnet. Ferner wird bei den dorsiventralen Ranken durch Steigerung und durch starke Herabsetzung der Temperatur eine thermonastische Bewegung verursacht, die gleichsinnig mit der thigmonastischen Krümmung (II, § 87) gerichtet ist[3]).

---

1) Pfeffer, Physiolog. Untersuchung. 1873, p. 194; Periodische Bewegungen 1875, p. 122. Crocus und Tulipa reagiren so schnell, dass man die Bewegung im Projectionsbild direct vorführen kann. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 731. — Die einfache Beobachtung, dass Erwärmung das Oeffnen der Blüthe einer Anemone beschleunigt, machte schon Cornutus (cit. bei Ray, Historia plantarum 1686, Bd. 1, p. 2. Hofmeister (Flora 1862, p. 516) erzielte dann durch Temperaturschwankungen Bewegungen an der Blüthe der Gartentulpe, und Royer (vgl. II, p. 493) sah Wärme- und Feuchtigkeitsveränderung als die Ursache aller Blüthenbewegungen an. Die wahren Verhältnisse wurden dann durch meine Arbeiten aufgeklärt. Weitere Beispiele von thermonastischen Blüthen z. B. bei Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytolog. Untersuch. 1893, p. 27, 64. — Nach Mikosch (Botan. Jahrb. 1878, p. 219) sollen Temperaturschwankungen das Oeffnen und Schliessen der Antheren von Bulbocodium vernum und Alchemilla-Arten verursachen; jedoch muss dahin gestellt bleiben, ob es sich dabei um eine thermonastische Reaction handelt.

2) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 65, 78; Periodische Bewegungen 1875, p. 135; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 283; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 376; Bot. Ztg. 1897, p. 35.

3) C. Correns, Bot. Ztg. 1896, p. 2; D. T. Macdougal, Botan. Centralbl. 1896.

Weiter wird nach Vöchting durch eine genügende Abkühlung eine Senkung gewisser Sprosse von Mimulus Tilingii[1]), sowie der Blüthenstiele von Anemone stellata[2]), nach Lidforss[3]) eine Senkung der Sprosse von Lamium purpureum, Veronica chamaedrys, Chrysanthemum leucanthemum etc. verursacht. Auch wurde schon (II, p. 485) darauf hingewiesen, dass die abendliche Senkung gewisser Blüthen- und Blüthenstandstiele zum Theil auf einer thermonastischen Reaction beruhen dürfte. Auf solche Weise kommt offenbar noch bei vielen anderen Pflanzen die Senkung der Sprosse, Blätter etc. zu Stande, die im Freien bei Erniedrigung der Temperatur bis in die Nähe des Gefrierpunktes beobachtet wird[4]). Jedoch können nur nähere Untersuchungen entscheiden, ob diese Erfolge durch eine thermonastische Reaction, durch Erschlaffung, oder durch andere aitiogene oder autogene Vorgänge erzielt werden. Dasselbe gilt in Bezug auf die Abwärtskrümmung und die plagiotrope Lage, die bei den Sprossen etc. verschiedener Pflanzen im Herbst und im Winter zu beobachten ist[5]). Dabei ist zu beachten, dass sich diese Orientirung zum Theil so langsam einstellt, dass durch den täglichen Wechsel der Temperatur etc. keine auffällige Bewegung hervorgerufen wird (vgl. II, p. 487 in Bezug auf Lichtwechsel).

Aus dem Gesagten geht bereits hervor, dass auch bei thermonastischen Vorgängen zum Theil eine Verschiebung der Gleichgewichtslage eintritt, die z. B. bei den Blüthen von Crocus etc. sehr ansehnlich ausfällt. Auch pflegen die schnell reagirenden Organe bei einem plötzlichen Temperaturwechsel durch die Krümmungsbewegung vorübergehend erheblich über die Gleichgewichtslagen hinausgeführt zu werden. So ist z. B. an den Blüthen von Crocus luteus sehr schön zu verfolgen, dass sich die Perigonzipfel bei einer plötzlichen Temperaturerhöhung transitorisch zurückschlagen (Fig. 60 *B*, p. 494), während sie sich bei der gleichen, aber allmählichen Temperatursteigerung weniger oder kaum über die Gleichgewichtslage bewegen, in der sie bei der gegebenen (constanten) Temperatur verharren.

Nach Entfernung der übrigen Perigonzipfel kann man an dem stehengebliebenen Blüthenhüllzipfel den analogen Reactionsverlauf bei der Schliessungsbewegung verfolgen (vgl. II, p. 480). Die Verschiebung der Gleichgewichtslage mit der Herabsetzung der Temperatur hat zugleich zur Folge, dass in der intacten

---

Bd. 66, p. 145. [H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 562. Vgl. dieses Buch Bd. II. § 88.]

1) H. Vöchting, Ber. d. bot. Gesellsch. 1898, p. 42. — Ueber die photonastische Reaction dieser Sprosse vgl. II, p. 484.

2) H. Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 285.

3) B. Lidforss, Botan. Centralbl. 1901, Bd. 86, p. 169. [Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 348.] Nach Vöchting (Bot. Ztg. 1902, p. 90, 107) verursacht die Erniedrigung der Temperatur auch eine Senkung der jugendlichen Kartoffeltriebe. — Es ist hier nur der Erfolg des Temperaturwechsels bei Constanz der anderen Bedingungen in das Auge gefasst, also offen gelassen, in wie weit eine geotropische Induction u. s. w. mitbetheiligt ist, vgl. II, § 102, 121.

4) Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 75 und die daselbst in Anm. 1 citirte Lit.

5) Vgl. Vöchting, Ber. d. botan. Gesellsch. 1898, p. 50; Warming, Oekologische Pflanzengeographie, übers. von Knoblauch 1896, p. 26; F. Krašan, Engler's botan. Jahrbüch. 1882, p. 185; Lidforss, l. c. Vgl. dieses Buch Bd. II, § 131, 132.

Blüthe die Perigonzipfel dauernd aneinander gepresst bleiben, dass also die Blüthe von Crocus bei einer Temperatur unter 8 C., oder auch schon unter 12 C., ihren ganzen Entwickelungscyclus durchläuft, ohne sich jemals zu öffnen[1]). In Folge der thermonastischen Verschiebung der Gleichgewichtslage pflegen unter andern die Blüthen von Leontodon hastilis, Hieracium vulgatum, Oxalis rosea bei 1—3 C. auch im diffusen Licht geschlossen zu bleiben, während sie sich bei 8—10 C. entfalten, jedoch in einem weit geringeren Maasse, als bei günstigeren Temperaturverhältnissen[2]). Zu den Blüthen, die bei niedriger Temperatur dauernd geschlossen bleiben, gehören unter andern auch diejenigen von Hordeum distichum und einigen anderen Gräsern, sowie die von Spergula salina, und vermuthlich giebt es noch zahlreiche Pflanzen, deren Blüthen zwar keine auffälligen Schlafbewegungen ausführen, aber thermocleistogam sind[3]).

Natürlich kann sich die Fähigkeit zu thermonastischen und photonastischen Bewegungen isolirt oder auch vereint finden (II, p. 482). Letzteres trifft in der That in vielen Fällen zu. Doch ist nicht zu verkennen, dass gewöhnlich diejenigen Organe, welche sehr energisch auf eine Temperaturveränderung reagiren, in einem geringeren Grade photonastisch empfindlich sind und umgekehrt[4]). Demgemäss werden z. B. bei den nur schwach photonastischen Blüthen von Crocus und Tulipa die täglichen Bewegungen wesentlich durch den Gang der Temperatur bestimmt. Wenn also die directe Insolation, wie es oft im Freien geschieht, eine schnelle und weitgehende Oeffnung dieser Blüthen herbeiführt, so wird dieses hauptsächlich durch die erwärmende Kraft der Sonnenstrahlen verursucht, und schon bei einem mässigen Rückgang der Temperatur erfolgt bei den genannten Blüthen eine Schliessungsbewegung selbst dann, wenn gleichzeitig, durch die Zunahme der diffusen Beleuchtung, die entgegengesetzt gerichtete, schwache photonastische Reaction ausgelöst wird.

Da sich aber der tägliche Gang der Temperatur, und somit auch der thermonastischen Bewegungen, viel unregelmässiger gestaltet, als die von dem Beleuchtungswechsel abhängige Periodicität (II, § 96), so hat das Fehlen oder das Zurücktreten von Nachschwingungen bei den Blüthen von Crocus, Tulipa und bei anderen thermonastischen Organen den Vortheil, dass die Bewegungsthätigkeit jederzeit vollständig durch die Temperaturverschiebungen beherrscht wird, und dass demgemäss z. B. Frühlingsblüthen, zu denen die Mehrzahl der stark photonastischen Blüthen gehört, an kalten Tagen dauernd geschlossen bleiben (über die ökologische Bedeutung vgl. II, p. 481).

Ist ein Organ gleichzeitig mit thermonastischer und photonastischer Befähigung ausgerüstet, so wird in den meisten Fällen durch die Abnahme, bezw.

---

1) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 189; Period. Beweg. 1875, p. 131; Jost. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 352. — Warum durch eine plötzliche Temperaturerhöhung unter Umständen ein gewisses transitorisches Oeffnen erzielt wird, ergiebt sich aus dem Gesagten und ist auch bereits II, p. 480 angedeutet.

2) Pfeffer 1873, l. c. p. 189.

3) Lit. u. Thatsachen, die aber meist der kritischen Prüfung bedürfen, bei Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytologische Untersuch. 1893, p. 30, 46, 64; Fritsch. Bot. Ztg. 1852, p. 897. — Vgl. auch dieses Buch II, p. 480, und über Photocleistogamie II, p. 487.

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 122.

durch die Zunahme der Temperatur und der Beleuchtung eine gleichsinnig gerichtete Krümmungsbewegung verursacht. Somit werden sich bei der Regulation der Schlafbewegungen gewöhnlich der Einfluss des Temperatur- und des Beleuchtungswechsels unterstützen. Eine Krümmungsreaction kann übrigens in den dorsiventralen Organen aus verschiedenen Gründen zu Stande kommen, auch dann, wenn die Zuwachsbewegung in den einzelnen Geweben, in gewöhnlicher Weise, durch die Erhöhung der (infraoptimalen) Temperatur beschleunigt, durch die Steigerung der Beleuchtung aber in einem geringeren Grade verlangsamt wird[1]). Auch ist es nicht überraschend, dass in gewissen Fällen die besagte Gleichsinnigkeit der thermonastischen und photonastischen Reaction nicht gefunden wird. So bewirkt nach Vöchting[2]) bei bestimmten Sprossen von Mimulus Tilingii die Abnahme des Lichtes eine Aufwärtskrümmung, die Abnahme der Temperatur aber eine Abwärtskrümmung, und nach Jost[3]) werden bei den Blättchen von Mimosa pudica durch die Verminderung der Temperatur und der Beleuchtung entgegengesetzt gerichtete Bewegungen verursacht.

Die soeben besprochenen Differenzen sind möglich, wenn sich die Temperaturveränderungen unterhalb des Temperaturoptimums bewegen. In wie weit aber bei Erhöhung der Temperatur über das Optimum bei bestimmten Objecten eine Umwendung der thermonastischen Krümmungsbewegungen eintritt, ist, ebenso wie in Bezug auf das Licht (II, p. 488), noch nicht näher untersucht. Jedoch scheint eine solche Umwendung bei den Blüthen von Crocus[4]) und vielleicht auch bei den Blättern von Oxalis vorzukommen.

§ 100. Hydronastische Bewegungen.

Durch die Veränderung des Wassergehaltes in der Pflanze werden bekanntlich rein mechanisch (physikalisch) Verschiebungen der Gleichgewichtslage, also Bewegungen verursacht. Denn einmal hat die Verminderung der Biegungsfestigkeit, welche durch die Abnahme des Wassergehaltes und des Turgescenzzustandes bewirkt wird (II, § 17), zur Folge, dass sich die Organe vermöge ihres Eigengewichtes senken, und ferner tritt eine mehr oder minder weitgehende Verschiebung der Gleichgewichtslage ein, wenn sich bei der Verminderung (bezw. bei der Erhöhung) des Turgors die antagonistischen Gewebe eines dorsiventralen Organes in verschiedenem Grade zu verkürzen (bezw. zu verlängern) streben (vgl. II, § 17).

Ausserdem sind der Wassergehalt und die Wasserversorgung (allgemein gesagt, die Wasserverhältnisse oder hydrischen Verhältnisse) physiologische Allgemeinbedingungen, durch deren Veränderung, in analoger Weise wie durch die Veränderung der Temperatur, die Wachsthumsthätigkeit und Reactionsfähigkeit modificirt und, bei geeignetem Bau des Organes, Krümmungsbewegungen

1) Vgl. Bd. II, § 25. Ueber die transitorische Wachsthumsbeschleunigung durch die Uebergangsreizung bei plötzlicher Veränderung der Temperatur oder der Beleuchtung siehe II, § 96.

2) Vöchting, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1898, p. 39, 45.

3) Jost, Botan. Ztg. 1897, p. 35.

4) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuchungen 1873, p. 190; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 351, 358.

veranlasst werden, die wir als hydronastische Bewegungen zusammenfassen. Diese sind, ebenso wie die thermo- und photonastischen u. s. w. Bewegungen, physiologische Reactionen, also Reizbewegungen, die durch die Veränderung einer Aussenbedingung veranlasst und durch die physiologische Thätigkeit des Organismus ausgeführt werden. Somit sind diese hydronastischen Vorgänge streng zu unterscheiden von den erwähnten, rein physikalischen Bewegungen, auf die wir nicht einzugehen haben. Es bedarf auch keiner besonderen Auseinandersetzung, dass z. B. durch eine Wasserentziehung zunächst eine rein physikalische Krümmung verursacht und weiter, durch die erzielte Depression des Turgors, eine Veränderung der physiologischen Thätigkeit veranlasst werden kann, die eine hydronastische Bewegung zur Folge hat. Diese behält natürlich ihren physiologischen Charakter, gleichviel ob sie durch Wachsthum vermittelt wird oder als Variationsbewegung auf einer Turgorveränderung beruht, ob sich also der Organismus der selbstthätigen Veränderung des Wachsthums oder des Turgors als Mittel zur Erzielung der Bewegung bedient.

Indem wir sachgemäss unter »Hydronastie« die Gesammtheit der aitionastischen Vorgänge zusammenfassen, welche durch die hydrischen Verhältnisse verursacht werden, so ist (analog wie mit »Thermonastie« u. s. w.) noch nichts Näheres über die Reizbedingungen, die Reizperception u. s. w. vorausgesetzt und ausgesagt. Da wir aber bei der Behandlung der Beeinflussung der Wachsthumsthätigkeit durch die Wasserverhältnisse erfahren haben, dass es sich um verschiedenartige Reizbedingungen handeln kann (II, § 33, 34), so ist mit Sicherheit zu vermuthen, dass analoge Differenzen auch bei den hydronastischen Vorgängen in Frage kommen. Weil sich die vorliegenden Untersuchungen aber im wesentlichen auf die Constatirung einer hydronastischen Reaction beschränken, und zum Theil nicht einmal in genügender Weise die physiologischen und physikalischen Bewegungen auseinanderhalten, so können wir auch nur im allgemeinen über das Vorkommen hydronastischer Krümmungsbewegungen berichten. Ohnehin ist es, wie wir früher sahen, oft recht schwierig zu constatiren, ob in einem gegebenen Falle die Reizbedingungen in der Senkung des Turgors, in den Wasserbewegungen mit oder ohne Transpiration, in der Unterscheidung des flüssigen und festen Aggregatzustandes oder in anderen Verhältnissen und Complicationen zu suchen sind[1]).

Dass thatsächlich die Gleichgewichtslage in vielen Fällen durch eine hydronastische Bewegung verschoben wird, ist von vornherein nicht zu bezweifeln. Denn in einem dorsiventralen Organe wird das Wachsthum der antagonistischen Gewebe sicherlich oft in ungleichem Maasse durch die Veränderung des Turgescenz-

1) Da diese Bewegungen nicht allein durch Turgorveränderungen ausgelöst werden, so dürfte sich als Collectivbegriff »Hydronastie« (ebenso Hydrotropismus II, § 115) mehr empfehlen als »Turgonastie«, eine Bezeichnung, die z. B. Hansgirg (Physiol. u. Phycophytologische Unters. 1893, p. 11) benutzt. Ob es geboten ist, bei weiterer causaler Aufklärung dieser hydronastischen Vorgänge, Spezialbezeichnungen zu schaffen, und ob man dann einen der Specialfälle vortheilhaft als Turgonastie bezeichnen wird, muss die Zukunft entscheiden. Jedenfalls scheint es zweckmässig, die Bezeichnung »Nastie« und »Tropismus« für physiologische Vorgänge zu reserviren (vgl. Bd. II, p. 83). Man kommt ja auch vollkommen aus, wenn man die nicht physiologischen Bewegungen als »physikalische« bezeichnet, die weiter durch Turgor, Hygroskopicität etc. vermittelt sein können (II, § 106).

zustandes beeinflusst, durch den ja die Zuwachsbewegung in einem erheblichen und specifisch verschiedenen Grade modificirt wird (II, p. 115, § 33, 34). Offenbar wird also zum guten Theil durch Hydronastie bewirkt, dass sich die Lage (die Krümmung) vieler Laub- und Blumenblätter merklich und zuweilen erheblich ändert, wenn die Pflanze reichlich begossen oder aus trockener in dampfgesättigte Luft gebracht wird. Denn die Thatsache, dass die veränderte Lage an den fortwachsenden Blättern bewahrt und ausgebildet wird, beweist, dass es sich um einen physiologischen Gleichgewichtszustand und nicht um eine rein physikalische Turgorbewegung handelt.

Ohne Frage wurden auch die Lageänderungen, welche C. Kraus[1]), Wiesner[2]), Hansgirg[3]) u. A. nach der Veränderung des Turgescenzzustandes (der hydrischen Aussenbedingungen) an Laub- und Blumenblättern beobachteten, zum guten Theil durch eine hydronastische Bewegung bewirkt. Da aber in diesen Versuchen die übrigen Aussenbedingungen öfters nicht constant erhalten, und da ferner die physikalischen Turgorbewegungen, sowie die Veränderung der physiologischen Reactionsfähigkeit mit dem Turgescenzzustand nicht genügend berücksichtigt wurden, so sind die Experimente nicht einwandsfrei und vermögen die Wirkungsgrösse der Hydronastie nicht exact zu kennzeichnen. Immerhin ist aus den Versuchen von C. Kraus zu entnehmen, dass bei den Laubblättern verschiedener Pflanzen die hydronastische Gleichgewichtslage durch eine ansehnliche Steigerung oder Verminderung des Turgescenzzustandes erheblich modificirt wird. Ein analoges Verhalten der Blüthen ist besonders aus den Experimenten von Wiesner und Hansgirg zu ersehen, nach denen z. B. die Blüthen von Anagallis coerulea, Gentiana amarella (Wiesner) in dampfgesättigter Luft, die Blüthen von Stellaria media, Holosteum umbellatum unter Wasser (Hansgirg) sich selbst dann schliessen und geschlossen bleiben, wenn die besten Beleuchtungsverhältnisse geboten sind[4]).

Da uns in der Natur immer die Resultante aus dem Zusammenwirken verschiedener variabler Factoren entgegentritt, so ist nicht ohne weiteres zu sagen, in wie weit hydronastische Wirkungen bei der Ausbildung der verschiedenen fixen Blattlagen betheiligt sind, welche sich an trocknen und feuchten Standorten ausbilden[5]). Jedenfalls spielen aber hydronastische Bewegungen der Regel nach keine hervorragende und entscheidende Rolle bei der Erzeugung der bisher besprochenen, täglichen Bewegungen der Laubblätter und Blüthen, die in erster Linie durch Licht- oder durch Temperaturschwankungen verursacht werden. Es gilt dieses auch für die Mehrzahl der sogenannten meteorischen Blüthen, die unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungs- oder Temperaturwechsels selbst dann ihre periodischen Bewegungen fortsetzen, wenn sie sich in dampf-

1) C. Kraus, Flora 1879, p. 11.

2) J. Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1882, Bd. 86, Abth. I, p. 212.

3) A. Hansgirg, Physiol. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 32, 42, 48.

4) Nach den genannten Autoren (vgl. auch L. Planchon, Bullet. d. l. société botan. d. France 1896, Bd. 43) giebt es auch Blüthen, die sich bei Abnahme der Turgescenz schliessen, und es scheint, dass gewisse Blüthen, die bei normaler Turgescenz geöffnet sind, sowohl bei Zunahme, als bei Abnahme des Wassergehaltes eine hydronastische Schliessungsbewegung ausführen.

5) Vgl. z. B. K. O. E. Stenström, Flora 1895, p. 132.

gesättigter Luft oder unter Wasser, also dauernd im höchsten Turgescenzzustand, befinden. Dass solche Blüthen und Blätter öfters bei zunehmender Bewölkung, also auch bei dem Herannahen von Regen, frühzeitig eine Schliessungsbewegung ausführen, erklärt sich daraus, dass unter solchen Umständen einmal eine photonastische (oder thermonastische) Reizung eintritt, und dass ferner mit der Verminderung der Transpiration der Turgescenzzustand der Pflanze gesteigert und damit die Ausführung der angestrebten (aus neuer Reizung und Nachwirkung resultirenden) Reaction beschleunigt wird (vgl. II, § 101)[1]. Ob es auch, was sehr wohl möglich ist, Pflanzen giebt, die so schnell und ausgiebig reagiren, dass durch den normalen täglichen Wechsel des Turgescenzzustandes in der Pflanze eine ansehnliche, hydronastische, tägliche Krümmungsbewegung hervorgerufen wird, ist noch nicht untersucht.

Aus den Arbeiten von C. Kraus, Wiesner, Hansgirg (l. c.) ist auch zu ersehen, dass in manchen Fällen schon durch eine mässige Veränderung des Turgescenzzustandes eine ansehnliche physikalische Krümmungsbewegung verursacht wird, die sich in dem Schliessen oder Oeffnen von Blüthen, oder in der Hebung oder Senkung von Laubblättern u. s. w. kundgiebt. Wir haben indess auf diese Bewegungen, die schon ohne Erschlaffen (Welken) eintreten, ebensowenig einzugehen, wie auf die Folgen einer weitergehenden Wasserentziehung, durch welche in gewissen Fällen u. a. eine ökologisch bedeutungsvolle Reduction der Oberfläche durch Faltung oder Einrollung der Blätter bewirkt wird[2]. Natürlich kann durch den täglichen Gang der Transpiration auch eine tägliche Periodicität der Turgescenz und der von dieser abhängigen, physikalischen Bewegungen erzielt werden (vgl. I, p. 232; II, p. 74). Auch ist es klar, dass, mit oder ohne Verschiebung der endlichen Gleichgewichtslage, transitorische Oscillationen entstehen, wenn bei plötzlicher Wasserzufuhr (bezw. nach dem Einlegen in eine Salzlösung) die Zunahme (bezw. die Abnahme) des Turgors in den beiden antagonistischen Geweben nicht gleichzeitig beginnt oder einen zeitlich verschiedenen Verlauf nimmt[3].

Die physikalischen Bewegungen sind aus gleichen Gründen wie in wachsenden Organen auch in ausgewachsenen Bewegungsgelenken möglich, in denen allerdings bei vielen Pflanzen die Gleichgewichtslage, wenigstens durch einen geringen Wasserverlust, nicht ansehnlich modificirt wird. Grösser fällt diese Verschiebung u. a. bei einer gewissen Form von Porliera hygrometrica[4] aus, bei welcher Wassermangel ein mehr oder weniger weitgehendes Zusammenlegen der Blättchen bewirkt.

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 188; Periodische Beweg. 1875, p. 137 u. die an diesen Stellen cit. Lit.; C. Kraus, l. c. p. 35; F. W. Oliver, Bot. Centralbl. 1891, Bd. 45, p. 32; Hansgirg, l. c. p. 40, 122.

2) Siehe z. B. F. Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895, p. 194; Tschirch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 544.

3) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 137.

4) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 285, 352. Die widersprechenden Angaben über den Einfluss von Feuchtigkeit auf die Blättchenbewegung bei Porliera finden ihre Erklärung darin, dass eine ungleich starke Wasserentziehung angewandt wurde, und dass gewisse Formen dieser Pflanze stärker reagiren. In jüngerer Zeit haben G. Paoletti (Nuovo giornale botanico italiano 1892, Bd. 24, p. 65) und E. Pantanelli (Studi d'anatom. et fisiolog. sui pulvini motori 1901, p. 255) bestätigt, dass die täglichen Schlafbewegungen in gewöhnlicher Weise durch den Lichtwechsel hervorgerufen werden.

Durch die Fortdauer der Tagesbewegungen unter Wasser wird auch dann erwiesen, dass jene nicht hydronastischen Ursprungs sind, wenn die submerse Pflanze mit der Zeit ihre Bewegungs- und Reactionsfähigkeit verliert[1]. Jedoch ist schon früher (II, § 33, 34) hervorgehoben, dass sich die submerse Pflanze, gegenüber einer in dampfgesättigter Luft gehaltenen Pflanze, in besonderen Aussenbedingungen befindet, durch die in manchen Fällen die Wachsthums- und Bildungsthätigkeit sogar in sehr hohem Maasse modificirt wird. Es ist also wohl möglich, dass sich, wie es scheint, gewisse Blüthen, die unter Wasser geschlossen bleiben, in dampfgesättigter Luft öffnen (vgl. Hansgirg l. c.), obgleich sie in dieser den maximalen Turgescenzzustand bewahren, und dass die Blätter von Callitriche u. s. w. unter beiden Bedingungen eine verschiedene Gleichgewichtslage annehmen[2].

§ 101. Combinationserfolge.

Aus dem Vorstehenden (II, § 96—100) ergiebt sich, dass nyctinastische Bewegungen durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung, der Temperatur und auch der Feuchtigkeit (des Turgescenzzustandes) entstehen können und verursacht werden. Aber selbst dann, wenn z. B. die Tagesbewegung der Hauptsache nach durch den täglichen Beleuchtungswechsel bestimmt und regulirt wird, üben doch die täglichen Veränderungen der übrigen Aussenbedingungen, vornehmlich also der Wechsel der Temperatur und der Hydrometeore (der Turgorverhältnisse), stets einen gewissen und unter Umständen einen ansehnlichen Einfluss auf den näheren Verlauf der physiologischen Tagesperiode aus. Denn einmal werden durch diese Factoren die Reactions- und Actionsfähigkeit der Pflanze modificirt (II, § 20), und ausserdem können thermonastische und hydronastische Reactionen ausgelöst werden, welche sich mit der photonastischen Tagesperiode combiniren. Ferner kommen die inducirten Nachschwingungen als Bewegungen in Betracht, die in einem bestimmten Rhythmus und mit einer gewissen Energie angestrebt werden[3].

Wir müssen uns aber mit dem Hinweis auf einige Combinationen beschränken, die unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen vorkommen. Um indess an einfache Verhältnisse anzuknüpfen, setzen wir zunächst voraus, dass nur die Beleuchtung in der normalen (täglichen) Periodicität variirt, die übrigen Aussenbedingungen aber constant bleiben.

Unter diesen Umständen werden, wie dargethan ist (II, § 98), die Tagesbewegungen durch das Zusammengreifen der täglichen photonastischen Wirkungen und der Nachschwingungen bestimmt und regulirt, die sich, wenigstens in der

---

1) Die Benachtheiligung wird, wenigstens theilweise, durch ungenügende Sauerstoffzufuhr, durch Sistirung der Transpiration etc. verursacht (vgl. Bd. II, p. 141). Schon deshalb ist es zu verstehen, dass durch Injection der Intercellularräume mit Wasser die Bewegungsthätigkeit erheblich beeinträchtigt oder ganz gehemmt wird. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 75, 98, 188.

2) Frank, Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. I, Heft 2, p. 80.

3) So lange die Nachschwingungen vorhanden sind, wirken sie im Princip wie autonome Bewegungen (II, p. 491), auf die wir bei Betrachtung dieser Combinationen nicht weiter eingehen.

Hauptsache, gegenseitig unterstützen, weil sich täglich der Gang der Beleuchtung in einem ähnlichen Rhythmus wiederholt und weil die Nachschwingungen annähernd den Rhythmus der vorausgegangenen Tagesbewegungen einhalten. Durch die tägliche Wiederholung der photonastischen Wirkungen wird somit die Morgen- und Abendbewegung (die wir auch Oeffnungs- und Schliessungsbewegung nennen wollen) umsomehr über das schon von den Nachschwingungen angestrebte Maass getrieben, je geringer diese ausfallen, und je ansehnlicher die Pflanze auf den Lichtwechsel reagirt[1]. Da die Nachschwingungen in Oscillationen um die Gleichgewichtslage bestehen, so ist durch diese, sowie durch den Gang der photonastischen Reaction (II, p. 476, 486), zugleich für eine rückgängige Bewegung gesorgt. Von dem zeitlichen Verlauf der Nachschwingung und der photonastischen Reaction hängt es auch ab, wie schon (II, p. 258) in Bezug auf die Tagesperiode der Zuwachsbewegung erörtert wurde, ob das Maximum (der Wendepunkt) der Morgen- und Abendbewegung bald nach Sonnenaufgang und Sonnenuntergang oder in späteren Tag- und Nachtstunden eintritt, und ob z. B. das Oeffnen und Schliessen der Blüthen früher oder später begonnen und vollendet wird.

Da ferner an trüben Tagen die photonastische Wirkung am Morgen und am Abend schwächer ausfällt, so wird unter solchen Umständen die Amplitude der Tagesbewegung besonders dann stark reducirt, wenn bei der Erzeugung dieser die photonastischen Wirkungen mehr leisten, als die Nachschwingungen. Auch ergiebt sich aus dem Gesagten und dem Folgenden ohne weiteres, dass eine Pflanze, die am Morgen ins Dunkle kam, am Abend eine minder ausgiebige Schliessungsbewegung ausführt (bezw. sich später schliesst), als eine Pflanze, die Tags beleuchtet war und Abends eine kräftige photonastische Wirkung erfährt[2].

Da aber die Pflanze jederzeit reactionsfähig ist (vgl. II, p. 489), so werden, besonders bei stark photonastisch reagirenden Objecten, durch die Lichtschwankungen am Tage zahlreiche und zuweilen ansehnliche, secundäre Oscillationen hervorgerufen. Eine Verdunklung hat indess am Nachmittag einen stärkeren Erfolg, als am Morgen, weil im ersteren Falle die photonastische Wirkung und die begonnene oder doch in Vorbereitung begriffene Nachschwingung gleichsinnig zusammengreifen. Wird aber die Verdunklung früh am Morgen ausgeführt, so kann es sich bei den ansehnliche Schlafbewegungen ausführenden, aber schwächer photonastisch reagirenden Objecten ereignen, dass die noch im Gange befindliche Oeffnungsbewegung nur vorübergehend verlangsamt oder wiederum aufgenommen wird, nachdem durch die photonastische Wirkung für einige Zeit eine umgekehrt gerichtete Bewegung hervorgerufen worden war[3]. Analog

1) Die angestrebten Bewegungen können natürlich nicht ausgeführt werden, wenn durch Anpressen (Schliessen) eine mechanische Hemmung geschaffen wird. Vgl. II, p. 486.

2) Diesen und ähnlichen Consequenzen, die sich aus den Darlegungen in meinen »Periodischen Bewegungen 1875« ohne weiteres ergeben, und die z. Th. auch direct ausgesprochen wurden, ist in den Interpretationen Oltmanns (Bot. Zeitung 1895, p. 44. 40) in Bezug auf das Schliessen und Oeffnen der Blüthen, nicht immer in gebührender Weise Rechnung getragen.

3) Pfeffer, l. c. p. 71. — Desshalb werden z. B. durch ein aufsteigendes Gewitter die Blätter und Blüthen verschiedener Pflanzen am Nachmittag zum Schliessen gebracht, bei denen am Morgen eine gleichstarke Verdunklung nur eine mässige

wirkt während der abendlichen Schliessungsbewegung die Erhellung, durch die es bei den stark photonastisch reagirenden Pflanzen (Mimosa, Acacia u. s. w. II, p. 489) besonders dann gelingt, die Blätter nochmals in die Tagstellung zurückzuführen, wenn die Pflanze, in Folge des trüben Wetters, am Abend eine mässige photonastische Reizung erfuhr[1]). Wird aber die bisher dem gewöhnlichen Tageswechsel ausgesetzte Pflanze in der Folgezeit während der Nacht beleuchtet und am Tage verdunkelt, so wird schneller oder langsamer, und nach einigen Unregelmässigkeiten, der dem neuen Beleuchtungswechsel entsprechende Rhythmus geschaffen und inducirt (Pfeffer, l. c. p. 72), der, wie früher (II, p. 490) bemerkt, auch länger oder kürzer als 24 Stunden dauern kann.

Da der Uebergang in den, den neuen Bedingungen entsprechenden Gleichgewichtszustand, nicht augenblicklich stattfindet, so kann selbstverständlich die bei Lichtabschluss gehaltene Pflanze auf eine Verdunklung erst ansehnlich reagiren, nachdem sie eine gewisse Zeit am Licht verweilt hat, nachdem also, wie man auch sagen darf, durch die Beleuchtung die Befähigung zu der photonastischen Reaction wiederhergestellt ist. Bei Acacia lophanta und Impatiens noli tangere kommt übrigens schon nach 5—10 Minuten Beleuchtung eine schwache, nach $^1/_2$ bis 1 stündiger Beleuchtung anscheinend die maximale photonastische Reaction der Blätter zu Stande[2]), die, soweit die Beobachtungen ein Urtheil gestatten, durch den Aufenthalt in continuirlicher Beleuchtung nicht gesteigert wird (II, p. 489). Jedoch ist noch nicht entschieden, ob sich etwa die photonastische Reactionsfähigkeit in Folge der Induction der Nachwirkungsbewegungen verändert. Eine derartige Variation ist nicht ausgeschlossen, da die Reactionsfähigkeit vielfach durch eine anderweitige Inanspruchnahme modificirt wird. Doch scheint das Zusammenwirken der Nachwirkungsbewegungen und der erneuerten photonastischen Reactionen auszureichen, um die gesteigerte Wirkung einer Verdunklung am Nachmittage (II, p. 502) zu erklären. Uebrigens handelt es sich bei diesem und anderen physiologischen Zusammenwirken nicht um eine einfache, mechanische Summirung der einzelnen Reactionen (II, p. 362).

Auf Schwellenwerth, Latenzzeit, Verlauf der Reactionscurve etc. brauchen wir nicht speciell einzugehen, da sich das Wesentliche aus den allgemeinen

---

Schliessungsbewegung hervorruft. Vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 201. — Ueber sog. meteorische Blüthen siehe diesen Band p. 499.

1) Dieses Entgegenarbeiten der photonastischen und Nachwirkungsbewegungen benutzte ich (Pfeffer 1875, l. c. p. 35, 71), um schneller eine Eliminirung der Tagesbewegungen bei continuirlicher Beleuchtung zu erzielen.

2) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 57. Analoges gilt natürlich auch, wenn eine thermonastische Reaction hervorgerufen wird, indem die Pflanze transitorisch erwärmt (oder abgekühlt) und dann wieder auf die frühere Temperatur zurückgebracht wird. Da es sich in allen diesen Fällen um Reizreactionen handelt, so kommen für die Ausgiebigkeit der Reaction auch stets die sensorischen Processe in Betracht. Doch ist es klar, dass bei einem Gelenke die maximale Bewegung erst dann eintreten kann, wenn durch die allmähliche Senkung des Turgors im Licht die mechanische Befähigung zu der maximalen Reaction hergestellt ist (vgl. II, § 104). Wenn nun auch bei den Reactionsbewegungen die Wachsthumsthätigkeit als mechanisches Mittel zur Ausführung der Bewegungen dauernd zur Verfügung steht, so ist doch wohl möglich, dass, wie in vielen Fällen, nach einer energischen Inanspruchnahme eine gewisse Ermüdung eintritt, wie das in der That der Fall zu sein scheint, wenn man z. B. die Blüthen von Crocus wiederholt thermonastische Bewegungen ausführen lässt (Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 182).

Erörterungen in diesem Bande p. 363 und aus den in diesem Abschnitt mitgetheilten Thatsachen ableiten lässt. Ebenso ist schon ohne specielle Untersuchungen zu erkennen, dass die photonastische und thermonastische Reactionsgrösse mit der Steigerung des Reizanstosses zunimmt, dass aber, bei erhöhter Inanspruchnahme des Organismus durch Licht oder Temperatur, zur Erzielung desselben physiologischen Effectes ein grösserer, absoluter Reizzuwachs nothwendig ist[1]). Auch ist bereits (II, p. 476, 486) besprochen, welche Rolle bei den uns hier beschäftigenden Reactionen die Uebergangsreizung spielt, und dass die von dieser abhängigen transitorischen Oscillationen noch bei ziemlich langsamer Veränderung der Beleuchtung und der Temperatur zu Stande kommen.

Noch nicht genügend untersucht ist, ob durch die Zunahme von Licht, Temperatur u. s. w. immer derselbe (der umgekehrte) physiologische Effect erzielt wird, wie durch die gleichstarke und gleichschnelle Abnahme dieser Factoren. Allerdings hat z. B. die Erhellung nur eine geringe Hebung des Blattes von Impatiens noli tangere zur Folge, während die nach einiger Zeit vorgenommene Verdunklung eine sehr ansehnliche Senkung verursacht[2]). Indess sind diese und ähnliche Erfahrungen schon desshalb nicht völlig entscheidend, weil das Blatt sich bei gleichstarker Auslösung nach einer Seite schwächer krümmen wird, wenn es in dieser Richtung zu Beginn des Versuches bereits durch Krümmung in Anspruch genommen, also über die Gleichgewichtslage hinaus gekrümmt war. Jedenfalls ist es aber sehr wohl möglich, dass Zunahme und Abnahme der Temperatur oder des Lichtes, besonders bei transitorischer Reizung (II, § 103), einen quantitativ oder auch qualitativ verschiedenen Effect ausüben. Thatsächlich ist auch die Empfindung, welche in uns der Uebergang aus dem Dunkeln in intensives Licht verursacht, verschieden von derjenigen Empfindung, welche der umgekehrte Wechsel hervorruft. Auch werden wir noch erfahren (II, § 142), dass gewisse Mikroorganismen auf die Zunahme und Abnahme von Licht etc. verschieden reagiren. Weiter wird z. B. bei Mimosa pudica durch den Beginn, aber nicht durch die Sistirung von intermittirenden Stosswirkungen eine Reizbewegung ausgelöst (II, p. 443), und manche Organismen vermögen sich an eine plötzliche Steigerung der Concentration der umgebenden Flüssigkeit zu accommodiren, während die analoge Verminderung der Concentration ein Zerplatzen verursacht (II, p. 138, 329)[3]).

Uebrigens sind viele chemische Processe, die durch Erhöhung der Temperatur oder der Beleuchtung eingeleitet werden, nicht reversibel. Auch würde es nicht schwer sein, einen Apparat so zu construiren, dass zwei ungleich schnell reagirende Metallthermometer bei Erhöhung der Temperatur transitorisch einen Contact herstellen und hierdurch eine elektrische Auslösung besorgen, während Contact und Auslösung unterbleiben, wenn die Thermometer nach der Erniedrigung der Temperatur in die entsprechende Gleichgewichtslage zurückkehren. Ferner wird z. B. bei einer Standuhr durch die normale, aber nicht durch die inverse Drehung des Zeigers das Schlagwerk ausgelöst.

---

1) Vgl. Bd. II, p. 365; Periodische Bewegung. 1875, p. 130.

2) In Bezug auf die ungleiche Wachsthumsbeschleunigung bei Abnahme und Zunahme von Licht und Temperatur vgl. II, § 96.

3) Aus dem hier und früher Gesagten geht hervor, dass der schnelle Wechsel anders wirken kann, als der langsame Uebergang. — Erwähnt sei noch, dass nach Correns (Bot. Zeitung 1896, p. 13) bei Ranken die Temperaturzunahme eine stärkere thermonastische Krümmung veranlasst, als die gleichstarke Temperaturabnahme.

Da bei den Pflanzen, welche Schlafbewegungen ausführen, die Abnahme bezw. die Zunahme der Beleuchtung und Temperatur gleichsinnig gerichtete Bewegungen zu veranlassen pflegen (II, p. 496), so werden sich bei dem normalen täglichen Verlaufe der Beleuchtungs- und Temperaturkurve die photonastischen und thermonastischen Reactionen in der Regel unterstützen. Jedoch werden die Tagesbewegungen, je nach dem specifischen Reactionsvermögen der Organe, theilweise von dem Lichtwechsel, theilweise von dem Temperaturwechsel oder auch gleichzeitig von beiden beherrscht (II, p. 496). Demgemäss genügt bei den vorwiegend thermonastischen Blüthen von Crocus und Tulipa schon eine geringe Temperatursteigerung, um das durch eine Verdunklung inducirte, entgegengesetzte Bewegungsstreben zu überwinden, während die im Gang befindliche, tägliche Oeffnungsbewegung der vorwiegend photonastischen Blüthen von Nymphaea alba, Oxalis rosea, Leontodon hastilis, Taraxacum officinale selbst durch eine ansehnliche Temperaturerniedrigung nicht umgewendet wird[1]).

Ferner ist die Reactions- und Actionsfähigkeit in allen Fällen von dem Ausmaass der Temperatur abhängig (II, § 20), die zudem vielfach eine ansehnliche Verschiebung der Gleichgewichtslage verursacht. Dieserhalb bleiben in niedriger Temperatur viele thermonastische Blüthen geschlossen (II, p. 480, 496). Aber auch verschiedene photonastische Blüthen öffnen sich in tiefer Temperatur (1—3 C.) nicht oder nur wenig und werden durch Erhellung nur zu einer geringen, bleibenden oder transitorischen Oeffnungsbewegung veranlasst (II, p. 480, 496). In welcher Weise bei diesen Vorgängen die transitorischen Oscillationen betheiligt sind, wurde bereits (II, p. 480) erörtert. Auch ist es einleuchtend, dass manche Blüthen bei bestimmten Combinationen der Aussenbedingungen sich am Tage nur auf kurze Zeit öffnen, während sie unter normalen Verhältnissen frühzeitig aufblühen und sich erst gegen Abend schliessen[2]). Ferner ist es nach dem Gesagten verständlich, warum z. B. die Blüthen von Leontodon hastilis, Taraxacum officinale u. s. w. sich am Tage nicht oder nur wenig öffnen, wenn sie während der Nacht, sowie am folgenden Tage bei 3—4 C. gehalten, und erst am Abend, ohne Mithilfe der Beleuchtung, durch Erhöhung der Temperatur auf 22 C., zur Oeffnung gebracht werden[3]). Uebrigens kommt unter solchen Umständen auch in Betracht, dass durch die Erhöhung der Temperatur die inducirten (angestrebten) Bewegungen activirt werden, deren Realisirung durch die tiefe Temperatur zurückgehalten wurde.

Schon diese Verhältnisse, sowie die Beeinflussung der Reactions- und Actionsfähigkeit durch den Turgescenzzustand (II, § 100) bringen es mit sich, dass der Rhythmus der Schlafbewegungen stets eine gewisse und zuweilen eine erhebliche Modification erfährt, und dass sich die Oeffnungs- und Schliessungszeit der Blüthen mit der Länge der Tage verschiebt und ausserdem durch die Combination der anderen Aussenfactoren zuweilen ansehnlich verändert wird[4]).

---

1) Pfeffer, Physiol. Untersuchung. 1873, p. 195, 206; Periodische Bewegung. 1875, p. 133.

2) Vgl. Oltmanns, Bot. Ztg. 1895, p. 31, 50, bei dem indess das Zustandekommen des Frühschliessens einseitig interpretirt ist. Vgl. II, p. 502 Anmerkung.

3) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 197.

4) Ueber Oeffnungs- und Schliessungszeiten (Blumenuhr) vgl. z. B. Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 2, p. 211; A. Burgerstein, Ueber die nyctitropischen Bewegungen der Perianthien 1887, p. 39; Oesterreich. Botan. Zeitung 1901, Nr. 1.

§ 102. Combinationserfolge. Fortsetzung.

Die Veränderungen der Beleuchtung, der Temperatur u. s. w. sind immer nur der äussere Anstoss für die Krümmungsbewegung, deren Einleitung und Verlauf in jedem Falle von der Reactions- und Actionsfähigkeit des Organismus abhängt (I, § 3, II, § 20, 21). Somit ist, wie früher (II, 478) betont wurde, schon die einfachste photonastische oder thermonastische Bewegung eine Combinationsbewegung, d. h. die Resultante aus verwickelten Processen, zu denen die Gesammtheit der Reactionen und Gegenreactionen zählt, welche durch die ausgelöste Action und die Inanspruchnahme erweckt und regulirt werden. Zu den durch die Thätigkeit geschaffenen und mitwirkenden Factoren gehören also u. a. auch der mechanische Widerstand und die Reizwirkungen, welche aus der Realisirung der Einkrümmung resultiren und die mit dem Fortschreiten dieser Krümmung veränderlich sind, sowie ferner die Modification der geotropischen Reizwirkung durch die Lagenänderung des sich bewegenden Organes. Mit der Lagenänderung wird zugleich die mechanische Inanspruchnahme in der Krümmungszone modificirt, da das statische Moment des Blattes abnimmt, wenn dieses z. B. aus der horizontalen in eine aufwärts oder abwärts gerichtete Stellung gebracht wird. Einen gewissen Einfluss muss auch diese mechanische Wirkung auf den Verlauf der Bewegung haben, für die es ferner nicht ganz gleichgiltig sein kann, dass während der Hebung des Blattes eine grössere Arbeit zu leisten ist, als während der Senkung.

In der Regel ist aber die Bewegungsenergie so ansehnlich, dass die aus dem Gewicht des Blattes entspringende, mechanische Inanspruchnahme nicht oder doch nicht wesentlich in Betracht kommt[1]). Bei Mimosa pudica hängt es jedoch mit der abendlichen Stellungsänderung der secundären Blattstiele (die sich am Abend nach vorn bewegen)[2]) und der hierdurch erzielten Erhöhung des statischen Momentes zusammen, dass sich der primäre Blattstiel am Abend ansehnlich senkt und sich erst im Verlaufe der Nacht über die Tagstellung erhebt, obgleich während des Tages eine Verdunklung sogleich eine aufsteigende photonastische Bewegung verursacht[3]). Denn dass diese abendliche Senkung aus dem Zusammenwirken der photonastischen Wirkungen am Abend und der besagten Bewegung der secundären Blattstiele resultirt, ergiebt sich daraus, dass die abendliche Senkung des primären Blattstieles allmählich aufhört, wenn man die Stellungsänderung der secundären Blattstiele durch geeignetes Festbinden verhindert. Nunmehr ist dann die Abendbewegung des

1) Vgl. diesen Bd. II, § 128, und Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 144.

2) Eine habituell ähnliche Lagenänderung tritt auch bei der mechanischen Reizbewegung von Mimosa ein, so dass in Fig. 48 (p. 433) das gereizte Blatt B sowohl die abendliche Senkung des Hauptblattstiels, als auch die Vorwärtsbewegung der secundären Blattstiele veranschaulichen kann.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 73. Der normale Gang der Tagesbewegungen ist ausführlich verfolgt von Millardet, Nouvell. Recherch. s. l. périodicité d. l. tension 1869 (Sep. a. Mémoir. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Strasbourg Bd. 6).

primären Blattstieles, wie es bei anderen Pflanzen die Regel ist, von Anfang an gleichsinnig mit der durch eine Verdunklung ausgelösten Bewegung gerichtet. Werden aber die fixirten secundären Blattstiele wiederum in Freiheit gesetzt, so tritt mit der Schlafbewegung derselben schon am ersten Abend eine gewisse Senkung ein, die in den folgenden Tagen successive zunimmt und nach 5—10 Tagen die frühere (normale) Amplitude erreicht. Die Senkung am Abend wird also durch das Zusammengreifen der abendlichen photonastischen Reaction und der aus der Bewegung der secundären Blattstiele entspringenden Wirkungen, sowie aus der Combination mit den sich anschliessenden Nachschwingungen erzielt. In Folge der inducirten Nachschwingungen hört die abendliche Senkung des Hauptblattstieles nach Befestigung der secundären Blattstiele aber nur allmählich auf und war z. B. in meinen Versuchen erst nach 8 oder auch erst nach 14 Tagen nicht mehr zu erkennen[1].

Ist somit empirisch der Zusammenhang zwischen der Bewegung der secundären Blattstiele und der abendlichen Senkung des Hauptblattstieles festgestellt, so fragt es sich, in welcher Weise dieses Verhalten damit zusammenhängt, dass durch die Stellungsänderung der secundären Blattstiele das statische Moment erheblich, zuweilen um mehr als die Hälfte, vermehrt wird. Thatsächlich hat die (plötzliche) Mehrbelastung eine merkliche Senkung des Hauptblattstieles zur Folge, doch ergiebt sich schon aus der allmählichen Induction und den Nachwirkungen, dass der besprochene Erfolg durch eine complexe, physiologische Reaction zu Stande kommt. Zunächst wird man aber geneigt sein, die allmähliche Steigerung der Belastung als die veranlassende Ursache anzusprechen. Jedoch wird diese Interpretation erst dann völlig sichergestellt sein, wenn erwiesen ist, dass die nyctinastische Bewegungsthätigkeit der secundären Blattstiele nicht in irgend einer anderen Weise (correlativ) veranlassend oder bedingend wirkt oder mitwirkt. Jedenfalls setzt die Erzielung des besagten Erfolges eine bestimmte Reactionsfähigkeit voraus, die in geeigneter Weise nicht bei allen Pflanzen und bei Mimosa vielleicht nicht zu allen Zeiten vorhanden ist. Denn es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass die Reactionsfähigkeit im Zusammenhang mit den nyctinastischen Krümmungen und Reactionen oder speciell im Zusammenhang mit den abendlichen Bewegungen der secundären Blattstiele modificirt wird[2]. Desshalb lassen sich auch in unserer Frage nicht ohne weiteres Schlüsse aus den unter bestimmten Bedingungen (am Tage und bei plötzlicher Belastung) angestellten Experimenten Schilling's[3] ziehen, aus denen übrigens hervorgeht, dass auch in dem Hauptgelenk von Mimosa durch eine aufgedrängte Krümmung (Inanspruchnahme) eine auf die Ausgleichung hinarbeitende Gegenreaction (II, p. 365) erweckt wird.

---

1) Näheres bei Pfeffer, l. c.

2) Es ist also nicht ausgeschlossen, dass die abendliche Senkung unter bestimmten Aussenbedingungen nicht zu Stande kommt, wie das nach D. D. Cunningham (Annals of Royal Botanic. Garden Calcutta 1895, Bd. 6, p. 135) in Ostindien der Fall sein soll, oder dass die abendliche Senkung unter bestimmten Umständen auch ohne die Bewegung der secundären Blattstiele ausgebildet wird. Anscheinend hat schon die Höhe der (constanten) Temperatur einen Einfluss. — Schwendener's mechanistische Bedenken ändern an den Thatsachen nichts (Schwendener 1897, Gesammelte Botan. Mittheil. Bd. 2, p. 238).

3) A. J. Schilling, Der Einfluss der Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen d. Blattgelenke von Mimosa pudica. 1895. — Vgl. diesen Bd. II, § 166.

Analog wie bei Mimosa wird vermuthlich auch in anderen Fällen die Nachschwingung dem realisirten Bewegungsgang (bezw. Bewegungsbestreben) entsprechen, also auch dem, der aus dem Zusammengreifen von photonastischen und thermonastischen Wirkungen resultirt[1]. Da jedoch in derselben Pflanze nicht jede Reaction Nachwirkungen hervorruft (vgl. II, p. 245), so ist es auch möglich, dass letztere einmal durch eine bestimmte Einzelreaction, aber nicht durch die real ausgeführte resultirende Bewegung bestimmt werden (vgl. II, p. 257). Uebrigens kann z. B. die photonastische Wirkung (Reaction) dann Nachschwingungen im Gefolge haben, wenn die Ausführung der angestrebten aitionastischen Bewegung durch eine Widerlage mechanisch unmöglich gemacht ist, während von Nachwirkungen natürlich keine Rede sein kann, wenn bei der mechanischen Hemmung der Bewegungen die Bedingungen für die maassgebenden, primären Reactionsbestrebungen ausfallen.

Natürlich ist eine photonastische, thermonastische u. s. w. Krümmungsbewegung ebensogut möglich, wenn die nothwendige physiologische Dorsiventralität (II, p. 83) durch innere Ursachen ausgebildet oder aber durch äussere Factoren stabil oder labil inducirt ist (II, p. 167). In dem zuletzt genannten Falle hält selbstverständlich die Befähigung zu einer aitionastischen Krümmungsreaction nur so lange an wie die Induction, und die Reaction wird demgemäss mit dem Wechsel der Inductionsbedingungen schnell modificirt, wenn sich mit diesen der Inductionszustand (die Stimmung) schnell verändert.

Ein schönes Beispiel für die Veränderung der photonastischen Krümmungsreaction durch eine labile, geotropische Induction sind die Bewegungsgelenke gewisser Pflanzen[2]. Diese Bewegungsgelenke sind negativ geotropisch, so dass eine mehr oder minder ansehnliche Verschiebung der Gleichgewichtslage eintritt, wenn die Pflanze umgekehrt oder wenn am Klinostaten die einseitige Wirkung der Schwerkraft eliminirt wird (II, § 111). Bei Phaseolus multiflorus und vulgaris erfolgt diese geotropische Reaction so schnell und geht so weit, dass nach der Umkehrung der Pflanze das in Tagstellung befindliche Blatt (Fig. 61, bei *b*) in einigen Stunden in eine der Nachtstellung ähnliche Lage (Fig. 61, *a*) übergeführt wird. Nach dieser Verschiebung der Gleichgewichtslage sind die Gelenke in vollem Maasse photonastisch empfindlich, jedoch ist die Bewegungsrichtung der photonastischen Reaction und der Tagesbewegungen gegen früher gerade umgekehrt, so dass das Blatt am Abend sich in die in der Fig. 61 (bei *b*) gekennzeichnete Lage begiebt und am Morgen in die Lage *a* zurückkehrt. Analog verhält sich Desmodium gyrans, bei dem allerdings nach der Umkehrung das Endblatt nicht völlig die Winkelstellung erreicht, die es bei voller Tagstellung annimmt (vgl. Fig. 57, p. 482). Bei den meisten Gelenken überwiegt aber die inhärente Dorsiventralität derart, dass nach der Umkehrung die Schlafbewegungen in der bisherigen Weise fortgesetzt werden.

---

1) Wenn schlafende Blätter während des Tages durch einseitige, seitliche Beleuchtung (heliotropische Wirkung) in einer resultirenden, schiefen Lage gehalten werden, so wird nach F. M. Pertz u. Fr. Darwin (Proceedings of Philosophical Society Cambridge 1900, Bd. 10, p. 259) am nächsten Morgen eine ähnliche Lage bei den im Dunkeln gehaltenen Blättern gefunden. Ob es sich aber hierbei um eine reale Nachwirkung handelt, muss dahingestellt bleiben. [Vgl. auch F. M. Pertz und Fr. Darwin, Annals of Botany 1903, Bd. 17, p. 93.]

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 138.

Dementsprechend verhalten sich auch die Pflanzen, wie A. Fischer[1]) weiterhin zeigte, wenn mit Hilfe des Klinostaten die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft aufgehoben wird. Da unter diesen Bedingungen bei Phaseolus vulgaris und multiflorus, sowie bei Lupinus albus die Schlafbewegungen, trotz des täglichen Beleuchtungswechels, ganz oder in der Hauptsache aufhören, so folgt, dass die Bewegungsgelenke dieser Pflanzen (in Bezug auf die photonastische Wirkung) physiologisch radiär sind. Dagegen wird bei Acacia lophantha,

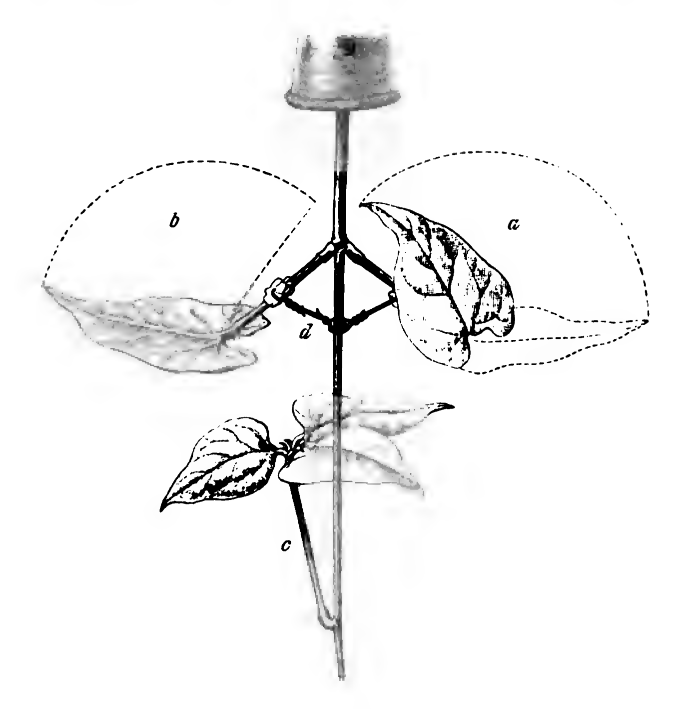


Fig. 61. **Phaseolus multiflorus in inverser Aufstellung.** Die Stiele der beiden ersten Laubblätter sind durch den Drath *d* unverrückbar fixirt, so dass nur das unterhalb der Blattlamina befindliche Gelenk Bewegungen ausführen kann. Das Blatt *a* ist in der Tagstellung, das Blatt *b* in der Nachtstellung gezeichnet. Die Blättchen des dreizähligen Blattes *c* sind durch die Drehung in dem Hauptgelenk in die Lage zurückgeführt, welche sie gegenüber dem Lichte normalerweise einnehmen, und führen desshalb auch die normal gerichteten Schlafbewegungen aus.

Trifolium pratense, Amicia, Biophytum sensitivum, überhaupt in den meisten Fällen, die photonastische Reactionsfähigkeit ganz oder vorwiegend durch die inhärente physiologische Dorsiventralität bestimmt, da am Klinostaten die Schlafbewegungen in der bisherigen Richtung und mit ansehnlicher Amplitude fortgesetzt werden. Bei Cassia marylandica wird aber am Klinostaten die Amplitude der Tagesbewegungen abgeschwächt und bei Desmodium gyrans muss die geotropische Induction die inhärente physiologische Dorsiventralität überwiegen, da nach Fischer bei dieser Pflanze die Schlafbewegungen am Klinostaten in normaler Weise fortdauern, während sie nach meinen Beobachtungen an der invers aufgestellten Pflanze der Richtung nach umgekehrt werden. Es war ja auch von

---

1) A. Fischer, Bot. Zeitung 1890, p. 672.

vornherein zu erwarten, dass es Bindeglieder zwischen den Pflanzen giebt, die man je nach der Herkunft der maassgebenden physiologischen Dorsiventralität mit A. Fischer[1]) als autonyctinastische und geonyctinastische unterscheiden kann.

Die Nachschwingungen verursachen, dass die Tagesbewegungen auf dem Klinostaten, analog wie bei der Uebertragung in continuirliche Beleuchtung, nicht sofort erlöschen, sondern einige Tage mit allmählich nachlassender Amplitude fortgesetzt werden und nach dem Entfernen der Pflanze vom Klinostaten wiederum allmählich ihren vollen Werth erreichen (Fischer, l. c.). Nach der inversen Aufstellung von Phaseolus hat aber offenbar der dominirende Einfluss der geotropischen Induction zur Folge, dass die Schlafbewegungen schon am ersten Tage in umgekehrter Richtung stattfinden (Pfeffer, l. c.).

Da durch die Einkrümmung die Lage der Gelenke gegen das Loth und somit die geotropische Wirkung, sowie eventuell die photonastische Stimmung etwas modificirt werden, so hat die Realisirung der Krümmungsbewegung selbst bei den autonyctinastischen Organen einen gewissen Einfluss auf den näheren Verlauf der Tagesbewegungen[2]). In dieser Hinsicht können aus verschiedenen Gründen kleine Differenzen bei den Blättern der vertical und der geneigt stehenden Zweige derselben Pflanze zu Stande kommen[3]).

Haben sich die bisherigen Untersuchungen nur mit den Gelenken (den Variationsbewegungen) beschäftigt, so ist doch nicht zu bezweifeln, dass analoge Verhältnisse auch bei den durch Nutation vermittelten Tagesbewegungen vorkommen[4]). Jedenfalls sind auch die dorsiventralen Blätter im allgemeinen plagiogeotropisch, so dass ihre Gleichgewichtslage nach der inversen Aufstellung und am Klinostaten und zwar oft sehr erheblich verschoben wird (II, § 131, 132). Uebrigens dürften bei diesen Objecten die Schlafbewegungen in den meisten Fällen durch die inhärente physiologische Dorsiventralität bestimmt werden.

Da mit der Dorsiventralität häufig eine gewisse, wenn auch oft geringe aitionastische Reactionsfähigkeit verknüpft ist (II, p. 476), so sind ohne Frage viele der Fälle, in welchen eine stabile oder labile Dorsiventralität inducirt wird (II, § 43), Beispiele dafür, dass durch eine einseitige (orientirende) Reizwirkung zugleich eine photonastische, thermonastische u. s. w. Reactionsfähigkeit geschaffen oder modificirt wird. Ein solcher Erfolg kann auch schon durch eine nur physiologische (also anatomisch und morphologisch nicht erkennbare) Dorsiventralität bedingt sein, und bei der allgemeinen correlativen Abhängigkeit (II, § 45, 46) bleibt voraussichtlich die aitionastische Reactionsfähigkeit bei keiner der Inductionen und Inanspruchnahmen völlig unberührt, die durch eine tropistische Reaction (II, Kap.

---

1) A. Fischer, l. c. p. 711. — Aus dem früher (II, p. 476 Anmerk.) angegebenen Grunde wende ich statt »autonyctitropisch« etc. »autonyctinastisch« an. — Nach Fischer (l. c. p. 709) ist auch Mimosa pudica autonyctinastisch, doch ist nicht zu ersehen, ob auch die abendliche Senkung des Hauptblattstiels auf dem Klinostaten fortgesetzt wird.

2) Wir haben hier nur die nyctinastischen Bewegungen im Auge und sehen demgemäss von den geotropischen, heliotropischen etc. Orientirungsbewegungen bei den schlafenden oder bei anderen Organen ab, durch welche die Lage der Organe und somit auch die Nachtstellung etc. verändert wird (II, § 131, 132). Stahl (Bot. Zeitung 1897, p. 86), der nach Ziel und Zweck urtheilt, hat diese Richtungsbewegungen und die aitionastischen Bewegungen nicht correct auseinandergehalten.

3) Vgl. Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, p. 336.

4) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 143.

XIII) angezeigt werden. Thatsächlich zeigt das oben besprochene Verhalten von Phaseolus, dass die Befähigung zu einer photonastischen Krümmungsbewegung durch das geotropische Wirken erst geschaffen, bezw. umgekehrt wird. Wenn in diesem Falle die Induction mit einer geotropischen Bewegung verknüpft ist, so wird doch bekanntlich in anderen Fällen sogar eine ansehnliche structurelle (sichtbare) Induction ohne eine Krümmungsreaction erzielt. Ohnehin ist die Befähigung zu einer aitionastischen, tropistischen oder anderweitigen Reizbewegung nicht aus den sichtbaren Bauverhältnissen zu erkennen, und so ist es auch verständlich, dass in den Blattgelenken von Phaseolus die photonastische Reizbarkeit inducirt, bezw. die Bewegungsrichtung umgekehrt wird, ohne dass der ausgesprochene dorsiventrale Bau der Gelenke eine Veränderung erfährt.

Es müssen aber nicht alle aitionastischen Reactionen, die von einer physiologischen Induction abhängen, ansehnlich ausfallen oder so schnell verlaufen, dass durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung, der Temperatur u. s. w. auffällige photonastische, thermonastische etc. Bewegungen hervorgerufen werden (II, p. 487). In der That werden wir bei der Behandlung der tropistischen Reizbewegungen von einer Induction abhängige, aitionastische, besonders photonastische Bewegungen kennen lernen, die zwar langsam verlaufen, aber ansehnlich ausfallen können und die dazu dienen, Organe in eine bestimmte resultirende Gleichgewichtslage zu bringen (II, § 121, 122).

So reagiren die Rhizome von Adoxa moschatellina, Circaea und einigen anderen Pflanzen am Klinostaten nicht photonastisch, wohl aber nachdem sie geotropisch inducirt sind. Denn wenn das Rhizom im Dunkeln die transversalgeotropische Gleichgewichtslage angenommen hat, so wird durch diffuse Beleuchtung eine nach abwärts gerichtete Krümmung verursacht, welche mit der Beleuchtung bis zu einem gewissen Grenzwerth steigt, während Verdunklung die Wiederherstellung der horizontalen Gleichgewichtslage veranlasst (II, § 122, 131). Analog verhalten sich die oberirdischen Ausläufer gewisser Pflanzen, die sich im Dunkeln vertical aufwärts stellen und sich bei einer genügenden, diffusen Beleuchtung durch eine Krümmungsbewegung in die horizontale Gleichgewichtslage begeben (II, § 131). Voraussichtlich sind geotropische Inductionen auch bei einigen der früher (II, p. 487) besprochenen, photonastischen Bewegungen betheiligt, durch welche Organe (die zum Theil energisch geotropisch reagiren) in Folge des Beleuchtungswechsels in eine neue Gleichgewichtslage gebracht werden[1]).

Auch die soeben behandelten Reactionen von Rhizomen u. s. w. gehören desshalb zu den photonastischen (bezw. thermonastischen) Vorgängen, weil wir zu diesen alle Krümmungsreactionen zu zählen haben, die, bei Constanz der übrigen Aussenbedingungen, durch die alleinige Veränderung der diffusen Beleuchtung (oder der Temperatur etc.) ausgelöst werden (II, p. 83, 356). Mit dieser Bezeichnung, die analog wie Phototropismus, etc. nur auf die Qualität und die Modalität des äusseren Anstosses und auf die Gestaltung der Endreaction basirt ist, wird

1) Nach Lidforss (Bot. Ctbl. 1901, Bd. 88, p. 169) beruht die thermonastische Reaction der Sprosse von Holosteum umbellatum, Lamium purpureum, Veronica chamaedrys, Mimulus Tilingii (vgl. II, p. 495) auf geotropischer Induction, während eine solche bei den Blüthenstielen von Anemone nemorosa keine Rolle spielt (vgl. Lidforss Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 343). Vgl. diesen Bd. II, § 131.

nichts Bestimmtes über die sensorischen und motorischen, überhaupt über die inneren Processe ausgesagt und vorausgesetzt, die also beliebig verwickelt und bei ähnlichem Erfolge verschiedenartig sein können (II, p. 356). Demgemäss sind die oben besprochenen Bewegungen zu den photonastischen Reactionen zu zählen, und das auch dann, wenn sich in einem concreten Fall ergeben sollte, dass der Beleuchtungswechsel (bezw. Temperaturwechsel etc.) nur dadurch wirkt, dass er die geotropische Sensibilität modificirt, und in Folge dieser Umstimmung durch eine geotropische Bewegung den Uebergang in eine neue Gleichgewichtslage veranlasst.

Aber auch ohne die Aufklärung und Berücksichtigung der maassgebenden Innenprocesse, dürfen wir alle diese und analoge Vorgänge, indem wir die Schwerkraft in den Vordergrund stellen, mit vollem Rechte als Belege dafür ansprechen, dass die geotropische Reactionsfähigkeit durch das Ausmaass der Beleuchtung (der Temperatur etc.) verändert wird [1]). Denn es ist und bleibt Thatsache, dass dieselbe (tropistische) Schwerkraftwirkung eine verschieden starke Krümmungsbewegung veranlasst, je nachdem die Pflanze stärker oder schwächer beleuchtet, also in eine verschiedene Lichtstimmung versetzt ist.

Durch die Thatsache, dass eine Reaction z. B. von dem Zusammenwirken von Schwerkraft und Licht (bezw. Temperatur etc.) abhängt und dass bei Constanz der Schwerkraftwirkung der Wechsel der diffusen Beleuchtung eine Krümmungsbewegung veranlasst, ist jedenfalls die specielle Bedeutung und die Art des Zusammenwirkens dieser Factoren noch nicht aufgehellt. Denn dasselbe Endresultat kann ebenso herauskommen, wenn sich mit der Intensität der diffusen Beleuchtung die geotropische Sensibilität ändert, oder wenn letztere unverändert bleibt und sich die Reaction aus dem Zusammenwirken der constanten geotropischen Auslösung (inducirten Dorsiventralität) mit der variabeln photonastischen Reizwirkung (oder aus der Combination dieser und anderer Factoren) ergiebt. Es ist auch klar, dass unter allen diesen Umständen der geotropische Reiz ebensogut dirigirend wirkt, wie in den zahlreichen Fällen, in welchen die photonastische Reizbarkeit auf einer inhärenten Dorsiventralität beruht und die Gleichgewichtslage aus dem Zusammenwirken der photonastischen und geotropischen Reactionen resultirt. Ebenso ist es klar, dass ein physiologisch radiäres Organ am Klinostaten nicht mehr auf Lichtwechsel reagiren wird, gleichviel ob die tropistische Wirkung der Schwerkraft durch die Induction einer labilen physiologischen Dorsiventralität die photonastische Reactionsfähigkeit schafft, oder ob die geotropische Sensibilität durch die Beleuchtung entsprechend modificirt wird.

Auch lässt sich ein sicherer Schluss nicht aus Analogien ziehen, da nicht selten derselbe Erfolg und derselbe Zweck mit verschiedenen Mitteln erreicht wird. Wenn also in bestimmten Fällen die labile Induction nicht sogleich mit der Aufhebung der inducirenden Aussenwirkung schwindet und sich desshalb nachweisen lässt, dass die photonastische etc. Reactionsfähigkeit durch die Induction einer labilen physiologischen Dorsiventralität bedingt ist, so folgt daraus nicht, dass bei dem besagten Zusammenwirken eines tropistischen und diffusen

---

[1]) Ebenso kann man die autonomen Bewegungen, welche von dem Einfluss der constanten Schwerkraft abhängig sind, als autonome und als geotropische Vorgänge ansprechen. Vgl. Bd. II, § 80.

Reizes stets eine labile Induction durch die einseitige Wirkung von Licht, Schwerkraft u. s. w. stattfinden und entscheidend sein muss. Ohnehin ist andererseits bekannt, dass die verschiedenartigen, also ebenso die phototropischen, geotropischen Sensibilitäten durch die Eigenthätigkeit, sowie durch die Inanspruchnahme und die anderweitige Beeinflussung des Organismus modificirt werden können (II, § 121, 122).

Die Herstellung der photonastischen Reactionsfähigkeit in den Blattgelenken von Phaseolus (II, p. 508) wird übrigens wahrscheinlich durch eine geotropische Induction vermittelt. Denn in diesem Falle lässt sich constatiren, dass die photonastische Reactionsfähigkeit Hand in Hand mit der Auslösung einer ansehnlichen, geotropischen Krümmungsbewegung gewonnen, bezw. modificirt wird, eine Reaction, die sich unabhängig vom Beleuchtungswechsel und also auch im Dunkeln abspielt. Noll's[1] Ansicht, dass es sich bei dieser Pflanze nur um eine Modification der geotropischen Sensibilität durch die Beleuchtung handeln könne, ist aus einer einseitigen und unzulänglichen Auffassung dieser Probleme entsprungen.

Falls die obige Annahme zutrifft, so ist z. B. weiter zu entscheiden, ob die Modification der Reaction in einer Veränderung der photonastischen Sensibilität oder der Actionsfähigkeit in den antagonistischen Gelenkhälften begründet ist. Denn auch letzteres ist möglich, da thatsächlich durch die geotropische Krümmung die Expansionsenergie (die Turgorspannung) in den antagonistischen Hälften erheblich verschoben, nämlich in der nach der Umkehrung erdwärts gewandten Hälfte gesteigert, in der zenithwärts gewandten Gelenkhälfte aber vermindert wird. Nun hat im allgemeinen die schon bestehende mechanische Inanspruchnahme einen Einfluss auf den Verlauf, unter Umständen auch auf die Ausgiebigkeit der Reaction, und so wäre es denkbar, dass bei einer Verdunklung der Expansionszuwachs, durch welchen die photonastische Bewegung erzielt wird, jedesmal in der minder expandirten Hälfte zeitlich schneller verliefe, als in der stärker in Anspruch genommenen Gelenkhälfte (vgl. II, § 104).

§ 103. Mechanik der Nutationsbewegungen.

Im Anschluss an II, § 96 (vgl. auch II, § 78), wo bereits auf die in der Hauptsache in Betracht kommenden Modalitäten und Reactionen hingewiesen wurde, soll nunmehr mitgetheilt werden, was über die Mechanik der in II, § 96—102 besprochenen Nutationsbewegungen bekannt[2]) ist. Zunächst sei nochmals daran erinnert, dass eine Krümmungsbewegung eintreten muss, wenn das Wachsthum in den miteinander verketteten antagonistischen Geweben bei einer Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur oder der Beleuchtung in ungleichem Grade gesteigert oder vermindert wird. Denn dann wird die Krümmung so lange fortschreiten, bis eine bestimmte Gleichgewichtslage erreicht ist, die aus dem verschiedenen Wachsthumsstreben der verketteten Gewebe (Elemente), sowie aus den durch die Krümmung geschaffenen und veranlassten mechanischen Gegenwirkungen und physiologischen Reactionen resultirt.

---

1) F. Noll, Die heterogene Induction 1892, p. 12.

2) Es werden hier nur die photo- und thermonastischen Bewegungen berücksichtigt, da über die Mechanik der hydronastischen Bewegungen keine Untersuchungen vorliegen.

Von den Eigenheiten des Objectes und von der Schnelligkeit des Temperaturwechsels etc. hängt es aber ab, ob die neue Gleichgewichtslage direct erreicht wird oder erst, nachdem eine Anzahl Oscillationen ausgeführt sind, die z. B. dadurch entstehen können, dass die antagonistischen Gewebe mit ungleicher Schnelligkeit die den veränderten Bedingungen entsprechende Wachsthumsschnelligkeit annehmen, oder dadurch, dass durch eine Uebergangsreizung eine transitorische und inäquale Beschleunigung oder Hemmung des Wachsthums veranlasst wird. Wie dem aber auch sei, jedenfalls muss sich durch eine genügend langsame Veränderung der Temperatur etc. die Reduction und die Eliminirung dieser transitorischen Oscillationen erzielen lassen. Die Realisirung dieser Oscillationen hat aber keinen Einfluss auf die endliche Gleichgewichtslage, die, nachdem sie erreicht ist, so lange unverändert bleibt, bis die Modification eines äusseren oder inneren Factors eine Verschiebung herbeiführt. Uebrigens kann ein Organ auch derart reagiren, dass die Veränderung der Temperatur etc. zwar weitgehende Oscillationen, aber zum Schluss keine bleibende Verschiebung der bisherigen Gleichgewichtslage hervorruft (vgl. II, § 96).

Aus dem Verlauf der Bewegungen ist also nicht ohne weiteres zu ersehen, ob eine besondere Uebergangsreizung im Spiele ist. Da aber die den veränderten (constanten) Temperatur- und Lichtverhältnissen entsprechende Wachsthumsschnelligkeit in der Regel ohne eine merkliche transitorische Störung angenommen wird (II, p. 80, 93, 109, 364), so ist zu erwarten, dass viele, insbesondere die langsameren photonastischen und thermonastischen Krümmungsbewegungen, möglicherweise auch gewisse typische Schlafbewegungen, ohne eine durch den Licht- oder Temperaturwechsel ausgelöste, transitorische Wachsthumsbeschleunigung (oder Wachsthumshemmung) verlaufen. Die Befähigung zu einer Uebergangsreaction wurde indess von mir[1]) für verschiedene, gut reagirende Pflanzen nachgewiesen, bei denen durch die Steigerung oder die Verminderung des Lichts oder der Temperatur (analog wie bei den Ranken durch den Contactreiz II, § 88) eine vorübergehende Beschleunigung des Wachsthums veranlasst wird. Durch diese wird aber, ebenso wie bei den Ranken, offenbar eine schnellere Ausführung der Krümmungsbewegung ermöglicht, und so wird z. B. die Blüthe von Crocus in den Stand gesetzt, sich auch dann schnell zu schliessen, wenn sie plötzlich in eine niedrige Temperatur versetzt wird, die in der Folgezeit kaum noch Wachsthum gestattet.

Bei den besonders schnell und ausgiebig photo- oder thermonastisch reagirenden Pflanzen fällt die transitorische Beschleunigung der Wachsthumsschnelligkeit ebenso ansehnlich aus, wie bei den Ranken (II, § 88). So wird bei Impatiens noli tangere die Wachsthumsschnelligkeit in der Mittellamelle des Blattstiels vorübergehend bis zu dem 20fachen des bisherigen Werthes erhöht, wenn durch Verdunklung eine energische photonastische Krümmungsbewegung hervorgerufen wird[2]). Ferner ergiebt sich aus den in der Tab. 1, p. 520

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 13, 122, 171. Auf diese Untersuchungen, sowie auf die Studien von Jost (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 345) stützt sich im wesentlichen das hier Gesagte.

2) Pfeffer, l. c. p. 21. In einem Versuche rückten die Messungsmarken in 4 Stunden von 182 auf 183,5 Striche des Mikrometers auseinander, woraus sich pro

mitgetheilten Messungen, dass bei Crocus das mittlere Wachsthum in der Actionszone des Perigons transitorisch auf das 7—10 fache steigt, obgleich die Uebertragung aus 17 C. in 7 C. eine starke Verminderung der stationären Zuwachsbewegung zur Folge hat. Auch die Beobachtungen an Tulipa (Tab. 3, p. 521) zeigen, dass die mittlere Zuwachsbewegung vorübergehend ungefähr den 18 fachen Werth annahm, als die Temperatur plötzlich von 11 C. auf 18 C. erhöht wurde und die Beschleunigung des Wachsthums würde immer noch ca. eine 8 fache sein, wenn wir den Mittelwerth der letzten Messung (0,48 Proc.) als diejenige Wachsthumsthätigkeit ansehen, die fernerhin bei 18 C. eingehalten wurde.

Ueberhaupt bietet die Mechanik dieser Reizkrümmungen ähnliche Verhältnisse, wie die Reizkrümmung der Ranken (II, § 88). Wie bei diesen, so bewahrt auch bei den genannten photo- und thermonastischen Reactionen die concav werdende Flanke während der Einkrümmung dieselbe Länge oder erfährt eine ganz geringfügige Verkürzung. Bei der weiterhin eintretenden, rückgängigen Bewegung (durch die das Blatt von Impatiens nicht vollständig in die Tagstellung zurückgeführt wird) wächst dann die zuvor beschleunigte Flanke nicht oder nur ganz wenig. Die neueren Untersuchungen Wiedersheim's[1]) lassen aber keinen Zweifel, dass auch die rückgängige Bewegung, analog wie bei den Ranken (Fig. 47, p. 428), mit einer zweiten, geringeren Beschleunigung des Wachsthums der Mittellinie verknüpft ist. Diese zweite Beschleunigung dürfte sich auch bei den Blüthen von Tulipa (Tab. 3, p. 521) und Crocus einstellen, wird aber bei diesen Objecten desshalb geringer ausfallen, weil die Perigonblätter durch den Temperaturwechsel in eine neue Gleichgewichtslage gebracht werden, und weil demgemäss die rückläufige Bewegung nur so weit eintritt, als es die Ausgleichung der Ueberkrümmung erfordert.

Ebenso wie die Ranken werden aber die photo- und thermonastischen Organe in die Ausgangslage dann zurückgeführt, wenn man die äussere Einwirkung nur transitorisch wirken lässt, wenn man also die früheren Bedingungen wieder herstellt, nachdem durch die Zunahme oder durch die Abnahme der Beleuchtung oder der Temperatur die Krümmungsreaction hervorgerufen ist. Mit der auf diese Weise veranlassten Verstärkung und Beschleunigung der Ausgleichbewegung tritt dann auch die hiermit verkettete, zweite Wachsthumsbeschleunigung deutlicher hervor. Uebrigens wird auch bei den Ranken durch die Continuität des tropistischen Contactreizes eine bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage herbeigeführt.

Obgleich die Rankenbewegung durch einen tropistischen, die photo- und thermonastischen Bewegungen durch eine diffuse Reizung veranlasst sind, so

---

1 Stunde ein Zuwachs von 0,21 Proc. ergab. Nach der Verdunklung krümmte sich dann das Blatt in 1/2 Stunde stark abwärts, und aus der in dieser Zeit beobachteten Veränderung des Markenabstandes (184 auf 192 Strich berechnet sich für die Oberseite pro 1 Stunde ein Zuwachs von 8,68 Proc. Da die gleichzeitige Messung der Unterseite eine Verkürzung um 0,53 Proc. ergab, so berechnet sich das Wachsthum der Mittellamelle zu $\frac{8,68-0,53}{2} = 4,07$ Proc. Ueber die photonastische Reaction dieser Pflanze vgl. Bd. II, p. 489.

1) Dieselben wurden im Leipziger Institut ausgeführt.

werden doch alle diese Reactionen durch ähnliche Wachsthumsoperationen vermittelt. Denn in allen diesen Fällen wird eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst, und ausserdem wird oft eine bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage herbeigeführt, die je nach den Eigenschaften des Objects und den Reizbedingungen verschieden ausfällt. Demgemäss hat eine photonastische und thermonastische Reizung, ebenso wie eine thigmotropische Reizung der Ranken zur Folge, dass die ganze active Zone (also beide Flanken) eine Wachsthumsbeschleunigung erfährt, die in der zunächst concav werdenden Flanke zeitlich später beginnt, aber, sofern die Krümmung wieder völlig ausgeglichen wird, trotz des langsameren Verlaufs schliesslich denselben Gesamtzuwachs zu Tage fördert (vgl. II, p. 429)[1]).

Diese generellen Causalbeziehungen sind und bleiben Thatsachen, welcher Art auch die Factoren sein mögen, durch deren Verwendung und Combination die stets verwickelte Reizreaction veranlasst und durchgeführt wird. Zu diesen Factoren gehören auch die Uebergangsreactionen, sowie die Bewegungen, welche bei der Herstellung anderer Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse durch die ungleiche Beeinflussung der stationären Wachsthumsthätigkeit in den antagonistischen Geweben verursacht werden, und die eine permanente Verschiebung der Gleichgewichtslage bewirken. Ausserdem wird, wie in allen Fällen, auch bei den hier behandelten aitionastischen Reactionen zu entscheiden sein, ob die rückläufige Bewegung (die bei Verschiebung der Gleichgewichtslage vermindert oder auch ganz eliminirt sein kann) nur durch die realisirte Action oder auch durch eine anderweitige, directe oder indirecte Reizverkettung ausgelöst wird[2]).

Dass aber wenigstens die Ausführung der Einkrümmung nicht nothwendig ist, um diejenigen Wachsthumsthätigkeiten zu erwecken, durch welche die rückläufige Bewegung erzielt wird, lässt sich in derselben Weise wie bei Ranken (II, § 88) zeigen. Denn nach den schon erwähnten Untersuchungen Wiedersheim's hat die Verdunklung zur Folge, dass auch an dem festgehaltenen Blatte von Impatiens parviflora, ähnlich wie nach der thigmotropischen Reizung der festgehaltenen Ranke (II, p. 429), eine doppelte Wachsthumsbeschleunigung eintritt. Dass aber die zweite Beschleunigung von dem Eintritt einer schnelleren Wachsthumsthätigkeit in der zunächst concav gewordenen Unterseite der Actionszone abhängt, ergiebt sich (ausser durch directe Messungen), ebenso wie bei den Ranken, schon aus der allmählichen Verminderung des Einkrümmungsstrebens, das activirt wird, wenn man dem Blatte seine Bewegungsfreiheit wiedergiebt. Es ist übrigens einleuchtend, dass diese zweite Wachsthumsbeschleunigung bei einem festgehaltenen Blatt von Tulipa oder Crocus geringer ausfällt, weil mit der bleibenden Veränderung der Temperatur die Gleichgewichtslage erheblich verschoben, die rückläufige Bewegung also reducirt wird.

Durch diese Erfahrungen ist indess, wie schon bei der Besprechung der Ranken (II, § 88) erörtert wurde, noch nicht ausgeschlossen, dass in dem an

---

1) Es ist also, wie ich in den Periodischen Bewegungen aussprach, in den antagonistischen Flanken eine gleichsinnige, aber ungleich schnell eintretende Beschleunigung des Wachsthums thätig.

2) Vgl. Bd. II, p. 429, wo diese Frage, auch mit Rücksicht auf die Ansicht Jost's, behandelt ist.

der Krümmung verhinderten Organe der Anstoss zu der rückläufigen Bewegung von den freilich andersartigen Spannungsverhältnissen ausgeht. Dass dem aber nicht immer so ist, das lässt sich wenigstens bei den noch (II, § 104) zu besprechenden Variationsbewegungen zeigen, bei denen sich zugleich nachweisen lässt, dass das Reactionsvermögen der antagonistischen Gewebe auch von der correlativen Verkettung und Beeinflussung abhängt.

Eine directe oder indirecte Regulation ist immer nöthig, um zu erzielen, dass bei einer Nutationskrümmung die mit einander verketteten Gewebe in einem ihrer Lage entsprechenden Maasse wachsthumsthätig sind (vgl. II, § 129). Wenn aber, wie es bei der Einkrümmung der Ranken und der photonastisch oder thermonastisch reagirenden Organe der Fall ist, die concav werdende Flanke annähernd ihre Länge bewahrt, wenn also die Wachsthumsschnelligkeit von der convexen bis zu der concaven Flanke allmählich abnimmt, so folgt daraus nur, dass auch die langsamer wachsende Hälfte des sich krümmenden Organes eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung erfährt. Denn in der Mittellinie dieser Hälfte wird das Wachsthum immer noch auf das 10fache erhöht sein, wenn es in der Mittellinie des ganzen Organes auf das 20fache gesteigert wurde (II, 514). Die geringfügige Verkürzung, die zuweilen an der concaven Flanke eintritt, dürfte ohnehin nur die Folge einer Compression sein[1]), die bei der schnellen Einkrümmung aus rein mechanischen Gründen noch erheblicher ausfiele, wenn nicht gleichzeitig durch die Reizung eine so ansehnliche Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst würde.

Somit steht die Annahme von Jost[2]), nach der die beiden Hälften eines Organes gerade entgegengesetzt reagiren, nach der also (direct) durch die photonastische oder thermonastische Reizung das Wachsthum der convex werdenden Hälfte beschleunigt, das der concav werdenden aber verlangsamt werden soll, mit den empirisch ermittelten Wachsthumsverhältnissen nicht im Einklang. Möglich ist es indess sehr wohl, dass in concreten Fällen eine derartige entgegengesetzte Wirkung ausgeübt wird, oder dass etwa in einem anderen Falle durch die Uebergangsreizung in der einzelnen Zelle eine transitorische Hemmung mit einer darauf folgenden Beschleunigung ausgelöst wird. Durch die formale (stationäre) Wirkung, d. h. durch den Uebergang zu der den veränderten (constanten) Temperatur- und Beleuchtungsverhältnissen entsprechenden Thätigkeit, wird aber (so lange es sich um infraoptimale Werthe handelt) immer eine gleichsinnige, aber unter Umständen ungleich ausgiebige Modification der Zuwachsbewegung hervorgerufen.

Bei solchen formalen (stationären) Beeinflussungen hat also die Zunahme der Temperatur oder der Beleuchtung die entgegengesetzte Wirkung wie die Abnahme dieser Factoren. Ein derartiges Verhältniss braucht aber nicht bei den Uebergangsreizungen zu bestehen, und es besteht auch factisch nicht, wenn ebensowohl durch die Abnahme, als auch durch die Steigerung der Temperatur oder des Lichtes eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung (oder eine

---

1) Pfeffer, l. c. p. 17; dieses Buch Bd. II. p. 371.

2) Jost, l. c. p. 368. Bei Jost sind übrigens nicht genügend die transitorischen und stationären Reactionen und Reactionserfolge auseinandergehalten, die bereits in meinen Periodischen Bewegungen in correcter Weise aufgefasst und behandelt wurden.

transitorische Wachsthumshemmung) veranlasst wird oder wenn, was überhaupt bei Auslösungen sehr wohl möglich ist (vgl. II, p. 504), der Abfall aber nicht die Zunahme der Temperatur oder der Beleuchtung eine Wachsthumsbeschleunigung oder eine Wachsthumshemmung hervorrufen[1]). Bedenkt man ferner, dass die physiologischen Erfolge von den specifischen, aber mit der jeweiligen autogenen und aitiogenen Stimmung veränderlichen Eigenschaften des Organismus, ferner von der Schnelligkeit des Wechsels und verschiedenen anderen Factoren abhängen, so kann es nicht überraschen, dass in gewissen Fällen abweichende Resultate erhalten wurden.

So wurde bei meinen[2]) Versuchen mit den Blüthen von Crocus durch die Temperaturerniedrigung (vgl. Tab. I, p. 520) eine sehr ansehnliche, durch die plötzliche Temperatursteigerung aber keine auffällige Wachsthumsbeschleunigung der Mittellinie ausgelöst. Bei der Tulpenblüthe wurde dagegen von Jost[3]) auch bei der Erhöhung der Temperatur eine starke transitorische Wachsthumsbeschleunigung der Mittellinie beobachtet (Tab. 3, p. 521).

In wie weit bei den photonastischen Pflanzen Beleuchtung und Verdunklung in verschiedenem Grade eine Uebergangsreizung hervorrufen, ist noch nicht sicher verfolgt. Eine exacte Ermittlung ist schon desshalb nicht leicht, weil die directe photonastische Reaction bei den meisten Pflanzen nur gering ausfällt, die ansehnlichen Tagesbewegungen aber durch das Zusammengreifen der Nachwirkungsbewegungen und der directen Reizungen zu Stande kommen (II, § 98). Bei den so erzeugten Tagesbewegungen tritt allerdings bei den Blüthen von Leontodon hastilis[4]) und Taraxacum officinale[5]) eine Acceleration des Mittelwachsthums ein. Da nun die mitbetheiligten Nachwirkungen durch den Lichtwechsel inducirt werden[6]), so ist anzunehmen, dass auch eine jede photonastische Reizreaction mit einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung verknüpft ist. Uebrigens scheint auch bei dem Aufenthalt in constanter Finsterniss eine gewisse, transitorische Wachsthumsbeschleunigung in der Mittellinie jedesmal dann einzusetzen, wenn in den Nachwirkungsbewegungen die Schliess- und Oeffnungsbewegung ein schnelleres Tempo einschlagen.

Eine sehr ansehnliche Beschleunigung des Mittelwachsthums wird aber, wie wir früher (II, p. 514) hörten, durch Verdunklung in den Blättern von Impatiens noli tangere und parviflora veranlasst, in denen zu jeder Zeit durch die Lichtentziehung eine ansehnliche photonastische Bewegung ausgelöst wird (II, p. 489).

---

1) R. H. True (Annals of Botany 1895, Bd. 9, p. 365) beobachtete sowohl bei plötzlicher Steigerung, als auch bei plötzlicher Senkung der Temperatur eine vorübergehende Wachsthumshemmung der Keimwurzel. Vgl. auch Bd. II, p. 93. — Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass bei den thermonastischen Blüthen der Wachsthumsbeschleunigung eine ganz verübergehende Wachsthumshemmung vorausgeht, die in dem Messungsresultat nicht bemerkt wird.

2) Pfeffer, l. c. p. 122.

3) Jost, l. c. p. 346.

4) Vgl. Tabelle 4, p. 521 und Pfeffer, l. c. p. 26.

5) Jost, l. c. p. 354.

6) Die Nachwirkungsbewegungen der täglichen Periodicität des Längenwachsthums (Bd. II, p. 255) sind ebenfalls Beispiele für eine periodische Zunahme und Abnahme der Zuwachsbewegung.

Ob, wie es scheint, durch Beleuchtung eine geringere Acceleration des Mittelwachsthums verursacht wird, als durch Verdunklung, ist noch nicht entschieden. Ein bestimmter Schluss ist auch, wie schon (II, p. 504) angedeutet wurde, nicht aus der Erfahrung zu ziehen, dass bei der Beleuchtung der zuvor dunkel gehaltenen Blätter eine verhältnissmässig geringe Bewegungsreaction eintritt.

Da aber zum Zustandekommen einer Krümmungsbewegung die transitorische Wachsthumsbeschleunigung nicht nothwendig ist, so wird eine solche transitorische Reaction sicherlich auch bei vielen photo- und thermonastischen Bewegungen fehlen oder doch sehr zurücktreten. Eine geringe und langsam verlaufende Beschleunigung tritt zudem in den Messungsresultaten oft nicht deutlich hervor, schon desshalb nicht, weil die Wachsthumsschnelligkeit stets Schwankungen unterworfen ist (II, § 5), und weil die Zuwachsbewegung durch die Ueberführung der Pflanze in andere Temperatur- und Beleuchtungsverhältnisse auf ein anderes stationäres Maass gebracht wird (II, § 22, 25). In diesen und anderen Erwägungen habe ich in meinen Periodischen Bewegungen (1875) vielleicht etwas ängstlich eine bestimmte Entscheidung auch da vermieden, wo die Messungsresultate im allgemeinen auf eine Wachsthumsbeschleunigung hindeuteten. Sachgemäss ist aber in den Periodischen Bewegungen die transitorische Beschleunigung als eine vorübergehende und nicht nothwendige Reaction angesprochen, durch welche die Ueberführung in eine bleibende Gleichgewichtslage wohl beschleunigt, aber nicht verursacht wird.

Belege. Die in Folgendem mitgetheilten Resultate sind aus mikrometrischen Messungen an Blüthen berechnet, die nach der angedeuteten Methode (II, p. 377) gleichzeitig an der Aussen- und Innenseite der Blüthe, also mittelst Marken vorgenommen wurden, die sich an zwei genau gegenüberliegenden Punkten der activen Zone befanden. Aus den gemessenen Werthen ist dann der in den Tabellen verzeichnete procentische Zuwachs abgeleitet, der in einer jeden der beiden antagonistischen Flanken in 1 Stunde ausgeführt wurde. Die halbe Summe dieser beiden Werthe ergiebt die procentische Wachsthumsschnelligkeit der (reellen oder ideellen) Mittellamelle, die in den Tab. 3 und 4 in jeder Verticalreihe hinter den procentischen Werthen der Zuwachsbewegung in den beiden antagonistischen Flanken angegeben ist. In Tab. 1 und 2 ist nur dieses Mittelwachsthum (so sei kurz gesagt) angeführt. Da aber in diesen Versuchen mit den Blüthen von Crocus der Abstand der Marken auf der concav werdenden Flanke während der Krümmungsbewegung keine oder nur eine ganz unbedeutende Kürzung erfuhr, so wird durch den doppelten Werth des Mittelwachsthums annähernd der procentische Zuwachs auf der convex werdenden Flanke gekennzeichnet. Aus den procentischen Werthen ist zugleich zu ersehen, dass bei den Messungen ansehnliche Zuwachsgrössen abgelesen wurden. Denn wenn die beiden Marken um 150 Theilstriche des Mikrometers von einander abstehen, so werden die Marken bei einem Zuwachs von 8 Proc. um 12 Theilstriche auseinanderrücken.

Die Zahlen in Tab. 1 und 2 geben den procentischen Mittelwerth an, der aus den Messungen an 6 Blüthen für eine Blüthe berechnet ist (vgl. Pfeffer, l. c. p. 125, Tab. XIb und p. 127, Tab. XIIIb). Ebenso ist in Tab. 3 der Mittelwerth verzeichnet, der aus den Messungen an 3 Blüthen abgeleitet ist (Jost, l. c. p. 354), während in Tab. 4 (nach Pfeffer, l. c. p. 27, Tab. VIIb und VIIc) die procentischen Zuwachswerthe für 3 Einzelblüthen angeführt sind. Aus den Ueberschriften der Verticalreihen in Tab. 1—3 ist zu ersehen, wie das Wachsthum bei constanter Temperatur verlief, und wie es sich in den folgenden

Zeitabschnitten gestaltete, nachdem das Versuchsobject plötzlich in eine constante höhere oder niedrigere Temperatur gebracht worden war. Aus den Ueberschriften der Tab. 1 und 2 ergiebt sich ferner, dass die Zuwachsmessungen an den Einzelblüthen, besonders in den der Tab. 2 zu Grunde liegenden Versuchen, nicht in genau denselben Zeitintervallen vorgenommen wurden.

Die Versuche in Tab. 1, 2, 4 wurden von mir[1]), diejenigen in Tab. 3 von Jost[2]) ausgeführt. Die Messungen wurden bei Crocus und Tulipa an dem allein stehen gebliebenen Perigonzipfel, bei Leontodon an der Röhre der einzigen Zungenblüthe vorgenommen, die an dem Blüthenköpfchen belassen war.

Aus der Tab. 1 ergiebt sich, dass in der Actionszone des Perigons von Crocus spec.[3]) nach der Uebertragung aus 17—18 C. in $7—7\frac{1}{2}$ C. in den nächsten 15—20 Minuten eine sehr ansehnliche Wachsthumsbeschleunigung eintrat (vgl. II, p. 515), die in den folgenden 25—30 Minuten schon wesentlich geringer ausfiel und jetzt so ziemlich beendet war. Die Zahlenwerthe in Tab. 2 sprechen dafür, dass, wie schon II, p. 519 erwähnt wurde, bei der Blüthe von Crocus durch die plötzliche Temperaturerhöhung eine gewisse transitorische Wachsthumsbeschleunigung bewirkt wird, sie können indess bei der Geringfügigkeit der Differenz (1,51 und 1,03 Proc.) nicht als beweisend angesehen werden. Dagegen hat nach Tab. 3 bei Tulipa Gesneriana die Temperaturerhöhung eine erhebliche Steigerung des Mittelwachsthums zur Folge, die in der ersten Stunde am ansehnlichsten ausfällt und in den beiden folgenden Stunden mehr und mehr abnimmt. Bei diesen Versuchen beginnt bald eine rückläufige Bewegung, und Hand in Hand damit hat sich schon in der zweiten Stunde nach der Temperaturerhöhung (1 U. 40′—2 U. 40′) auf der Aussenseite des Perigons eine Beschleunigung, auf der Innenseite aber eine Verlangsamung des Wachsthums eingestellt.

Tabelle 1. Crocus spec. Wachsthum der Mittellamelle.

Temperatur 17—18° C.		Dann in $7—7\frac{1}{2}$° C. und gemessen		
Beobachtungszeit $16\frac{1}{2}—16\frac{3}{4}$ Std.	Beobachtungszeit 3 Std.	nach 15—20 Min.	nach weiteren 25—30 Min.	nach weiteren 3 Std. bis 3 Std. 20 Min.
Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std
0,75 %	0,54 %	5,24 %	2,44 %	0,29 %

Tabelle 2. Crocus spec. Wachsthum der Mittellamelle.

Temperatur 8—9° C.	Dann in 20—21° C und gemessen		
Beobachtungszeit 3—6 Std.	nach 20—45 Min.	nach weiteren 40 Min. bis 2 Std. 20 Min.	nach weiteren 45 Min. bis 2 Std.
Zuwachs in 1 St.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 St.
0,24 %	1,51 %	1,26 %	1,03 %

---

1) Pfeffer, l. c. p. 27, 127.

2) Jost, l. c. p. 354.

3) Benutzt wurde eine weissblühende Gartenform mit sehr kräftigen Blüthen.

Tabelle 3. Tulipa Gesneriana (Duc van Toll).

	Temperatur 11° C.		Dann in 18° C.			
	5½–9 U. Mgs.	9–12 U. Mgs.	12 U. 40' Mgs.— 1 U. 40' Nachm.	1 U. 40'— 2 U. 40' Nachm.	2 U. 40'— 3 U. 40' Nachm.	3 U. 40'— 5 U. 40' Nachm.
	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.	Zuwachs in 1 Std.
Aussenseite	0,16%	0,20%	1,1 %	5,79%	1,46%	0,78%
Mittellamelle	0,22%	0,17%	3,76%	2,98%	1,75%	0,48%
Innenseite	0,29 -	0,15 -	6,43-	0,18 -	2,05 -	0,19 -

Tabelle 4. Leontodon hastilis. Stündlicher Zuwachs in Procenten.

		Tageslicht	Dunkel	Tageslicht	
		11½ Uhr Morgs. bis 10½ U. Abds.	10½ Uhr Abds. bis 6 Uhr Morgs.	6 Uhr Morgs. bis 8¾ Uhr Morgs.	8¾ Uhr Morgs. bis 4 Uhr Nachm.
Versuch 1	Aussenseite	1,47	0,17	0,46	2,87
	Mittellamelle	0,45	0,82	2,03	1,67
	Innenseite	0,43	1,47	3,60	0,97
Versuch 2	Aussenseite	0,47	0	0,15	2,17
	Mittellamelle	0,3	0,66	2,23	1,47
	Innenseite	0,13	1,33	4,32	0,77
Versuch 3	Aussenseite	?	0	0	1,54
	Mittellamelle		0,82	1,92	0,83
	Innenseite	0	1,65	8,84	0,13

Aus der Tabelle 4 ersieht man, dass am ersten Tage, während die Blüthen zwischen 11½ Morgens und 10½ Abends dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt waren, und Abends die Nachtstellung annahmen, vorwiegend die Aussenseite der Corollenröhre wuchs. Während dann die Blüthen im Dunkeln bis 6 Uhr Morgens in eine halbe Tagstellung übergingen, war das Wachsthum der Innenseite gefördert, und diese Förderung wurde beschleunigt, als die Blüthen um 6 Morgens an das Tageslicht kamen und dadurch zwischen 6 und 8¾ Morgens die volle Tagstellung herbeigeführt wurde. Bis 4 Nachm. ist dann wiederum eine gewisse Schliessungsbewegung ausgeführt worden, und demgemäss ist inzwischen die Aussenseite der Röhre am stärksten gewachsen. Zwischen 6 und 8¾ Morgens (nach der Belichtung) hat nach der Tabelle eine gesteigerte Verlängerung der Mittellamelle stattgefunden.

§ 104. Mechanik der Variationsbewegungen.

Da von den aitionastischen Variationsbewegungen hauptsächlich diejenigen untersucht sind, welche durch den Beleuchtungswechsel verursacht werden, so halten wir uns in Folgendem an die photonastischen Reactionen, und setzen die

Bekanntschaft mit den allgemeinen Erörterungen über die Mechanik und die verschiedenartige Vermittlung der Variationsbewegungen voraus (II, § 78, vgl. auch Fig. 32, p. 371).

Nach den bisherigen Erfahrungen besteht zwischen dem Reactionsverlauf der Nutations- und Variationsbewegungen insofern eine Uebereinstimmung, als bei diesen sich eine Zunahme (bezw. Abnahme) der Expansionsenergie in dem Schwellgewebe des Gelenkes da einstellt, wo bei den Nutationskrümmungen eine Beschleunigung (bezw. eine Verringerung) der Zuwachsbewegung eintritt. Durch die Verminderung der Beleuchtung wird also, analog wie bei den Nutationskrümmungen (II, § 103), in den beiden antagonistischen Geweben eine Steigerung der Expansionsenergie hervorgerufen, die sich aber schneller (energischer) in der einen Gelenkhälfte entwickelt und dadurch, unter Compression der antagonistischen Gelenkhälfte, eine Krümmungsbewegung verursacht. Während nun in dieser comprimirten Hälfte fernerhin die Zunahme der Expansionsenergie weiter fortschreitet, geht dieselbe in der schneller reagirenden Hälfte bis zu einem gewissen Grad zurück, da der Lichtabfall zugleich als transitorischer Reiz wirkt, durch welchen die Expansionsenergie, analog, wie die Zuwachsbewegung, vorübergehend über dasjenige Maass getrieben wird, das fernerhin bei constanter Dunkelheit (oder Beleuchtung) eingehalten wird. In diesem Gleichgewichtszustand sind aber im Dunkeln (oder in der verminderten Beleuchtung) das stationäre Wachsthum und ebenso die stationäre Expansionsenergie in beiden antagonistischen Geweben gesteigert, und diese Steigerung ist in beiden Gelenkhälften annähernd gleich ausgefallen, wenn das Blatt die frühere Gleichgewichtslage wiedergewinnt und bewahrt. Bei Wiederherstellung der ursprünglichen, stärkeren Beleuchtung geht dann die Expansionsenergie (und ebenso das Wachsthum) wiederum auf den früheren stationären Zustand zurück. Vermuthlich wird aber durch eine genügend schnelle Lichtsteigerung ebenfalls eine transitorische Reizwirkung ausgelöst, jedoch ist es, ebenso wie in Bezug auf die Nutationsbewegung (II, p. 511), noch fraglich, ob diese Uebergangsreizung bei der Erhöhung der Beleuchtung allgemein bemerklich wird, bezw. ebenso stark ausfällt, wie bei der entsprechenden Verminderung der Beleuchtung.

In constanter Finsterniss (oder Beleuchtung), also ohne die directe Mitwirkung einer photonastischen Reizung, werden aber die Nachschwingungen durch eine entgegengesetzte Expansionsänderung in den beiden antagonistischen Hälften, also ohne eine Zunahme der Gesammtspannung in dem Gelenke ausgeführt, so wie es ja auch nicht nöthig ist, dass bei den Nachschwingungen der Nutationsbewegungen eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung mitwirkt. Durch die gleiche Mechanik, also dadurch, dass die Expansionsenergie in der einen Gelenkhälfte abnimmt, während sie in der anderen Gelenkhälfte zunimmt, kommen auch die autonomen Variationskrümmungen zu Stande (II, § 82). Wie diese werden auch die Nachschwingungen, so lange sie thätig sind, durch die in diesem Falle transitorisch inducirten, inneren Vorgänge dirigirt (II, § 98).

Die obigen Schlussfolgerungen ergeben sich zunächst aus der Controle der Biegungsfestigkeit bei den intacten Gelenken. Denn wenn auch keine einfache Beziehung zwischen der Tragfähigkeit und den Spannungsverhältnissen besteht (II, p. 65), so wird doch durch die Verminderung der Biegungsfestigkeit

eine Abnahme, durch die Erhöhung der Biegungsfestigkeit eine Zunahme der Expansionsenergie in den activen Geweben angezeigt. Aus der Thatsache, dass nach der Verdunklung die (nach der Brücke'schen Methode II, p. 378 gemessene) Ausbiegung, welche eine bestimmte Belastung erzielt, allmählich auf $^2/_3$ bis $^2/_5$ des bisherigen Werthes zurückgeht (am Lichte also $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ mal grösser ist), folgt somit, dass die Lichtentziehung eine ansehnliche Steigerung der Expansionsenergie veranlasst, eine Erhöhung, die im Dunkeln bestehen bleibt[1]).

Da aber in den Gelenken von Phaseolus, Trifolium, Desmodium das Maximum der Biegungsfestigkeit schon erreicht ist, wenn die durch die Verdunklung veranlasste Einkrümmung noch nicht vollständig oder soeben vollendet ist, da also die Biegungsfestigkeit bei der rückläufigen Bewegung unverändert bleibt, so muss bei letzterer eine Abnahme der Expansionsenergie in der schneller reagirenden Gelenkhälfte eintreten. Denn wenn das nicht der Fall wäre, wenn z. B. die Wiederausgleichung der ersten Einkrümmung durch die Zunahme der Expansionsenergie in der comprimirten Gelenkhälfte bewirkt würde, so müsste bei der rückläufigen Bewegung ebensogut eine Steigerung der Biegungsfestigkeit eintreten, wie bei der Einkrümmung. Käme aber die rückläufige Bewegung nur durch den Rückgang der gesteigerten Expansionsenergie in der schneller reagirenden Hälfte zu Stande, so würde die Wiederausgleichung der Krümmung mit einer messbaren Abnahme der Biegungsfestigkeit verknüpft sein. Somit kann kein Zweifel bestehen, dass die Expansionsenergie der schneller reagirenden Gelenkhälfte transitorisch über das stationäre Maass getrieben wird[2]). Ferner beweist die stationäre Erhöhung der Biegungsfestigkeit nach der Wiederausgleichung der Einkrümmung, dass durch die Verdunklung, auch in der zunächst comprimirten Hälfte, eine bleibende Steigerung der Expansionsenergie verursacht wird[3]).

Dass bei den Nachschwingungen der Tagesperiode, sowie bei den autonomen Bewegungen die eine Gelenkhälfte soviel an Expansionsenergie gewinnt, als die andere verliert, ergiebt sich daraus, dass die Biegungsfestigkeit während der Bewegungen constant bleibt (Pfeffer, l. c. p. 87). Denn, wie schon (II, p. 397) in Bezug auf die autonomen Variationsbewegungen mitgetheilt wurde, ist die Energie, mit der diese Bewegungen angestrebt werden, so ansehnlich, dass sicherlich eine nachweisbare Veränderung der Biegungsfestigkeit eintreten müsste, wenn die Bewegung auf andere Weise, z. B. dadurch erzielt würde, dass nur die Expansionsenergie einer Gelenkhälfte abwechselnd zu- und abnimmt.

---

1) Näheres bei Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 88ff.

2) Für die langsamer reagirende Gelenkhälfte gilt aller Wahrscheinlichkeit nach Gleiches.

3) Aus den mitgetheilten Thatsachen ist freilich nicht zu ersehen, ob nicht etwa durch die Verdunklung in der zunächst comprimirten Hälfte transitorisch eine gewisse Abnahme der Expansionsenergie veranlasst wird. Denn die beobachtete Veränderung der Biegungsfestigkeit (durch die nur ansehnlichere Aenderungen sicher erkennbar sind) könnte auch dadurch zu Stande kommen, dass die Expansionsenergie in der schneller reagirenden Gelenkhälfte zu gleicher Zeit in einem entsprechenden Maasse erhöht wurde. Für eine solche transitorische Senkung lässt sich aber kein bestimmtes Argument beibringen, während das Verhalten der einseitig operirten Gelenke, sowie die Analogie mit den durch Nutation ermittelten Reactionen dagegen sprechen. Vgl. II, p. 517.

Noch ansehnlicher fällt freilich die wirksame Expansionsenergie bei den photonastischen Reactionen (und den Tagesbewegungen) aus. Aus verschiedenen Versuchen mit den Primordialblättern von Phaseolus vulgaris berechnet sich z. B. aus dem Gegendruck, der zur Aequilibrirung der angestrebten Bewegung nöthig ist, dass in Folge einer Verdunklung die obere Gelenkhälfte sich mit einem Druck von 1,9 bis 5,2 Atmosphären zu verlängern strebt und dadurch die Einkrümmung des Gelenkes bewirkt. Damit ist aber nur der Ueberschuss der Spannkraft der oberen über die positiv gespannte untere Gelenkhälfte gekennzeichnet. Mit Berücksichtigung dieser Gegenspannung ergiebt sich für die obere Gelenkhälfte eine Druckspannung, die mindestens 4,9 bis 7 Atmosphären entspricht [1]).

Aus der Druckwirkung gegen das Dynamometer ist zugleich zu ersehen, dass sich der hauptsächliche Verlauf einer photonastischen Reaction auch dann in ähnlicher Weise abspielt, wenn die Ausführung der angestrebten Krümmungsbewegung unmöglich gemacht ist. Unter diesen Umständen gewinnt somit nach der Verdunklung die langsamer reagirende Gelenkhälfte endlich denselben stationären Expansionszuwachs wie in dem sich frei bewegenden Gelenke. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass durch die Realisirung der Einkrümmung Reizwirkungen geschaffen werden, die es verursachen, dass in der comprimirten Gelenkhälfte das Expansionsstreben erst später beginnt (II, p. 516). Durch den Bau der Gelenke (II, p. 371) ist zugleich dafür gesorgt, dass bei der Verhinderung der angestrebten Krümmung die Steigerung der Expansionsenergie keinen mechanischen Zug auf die antagonistische Hälfte ausübt. Das geschieht aber bei den wachsenden Organen, und da bei diesen durch die Zugspannung das Wachsthum regulirt und somit die Ausbildung einer ansehnlichen Spannung vermieden wird, so kommt bei den Nutationskrümmungen weder eine erhebliche Steigerung der Biegungsfestigkeit, noch eine hohe Druckwirkung gegen die Widerlage zu Stande, welche die Ausführung der Krümmungsbewegung unmöglich macht [2]).

Im Einklang mit obigen Folgerungen steht das Verhalten eines Gelenkes, an dem eine der beiden antagonistischen Gelenkhälften vollständig entfernt ist (vgl. II, p. 526) [3]). Unter diesen Umständen wird nämlich in der noch vorhandenen Gelenkhälfte, gleichviel ob dieses die obere oder untere ist, durch die Abnahme der Beleuchtung eine Zunahme, durch die Steigerung der Beleuchtung eine Abnahme der Expansion, also in beiden Fällen eine Krümmung hervorgerufen. Die Nachschwingungen aber machen sich, wie es bereits aus

1) Näheres über diese Versuche und die angewandte Methode bei Pfeffer, l. c. p. 97 ff. Vgl. auch diesen Bd. II, p. 378. Ich benutzte ein nach dem Princip der Briefwage construirtes Dynamometer. Ebenso kann man aber auch das in diesem Band p. 146 abgebildete oder das von Meischke (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 347) verwandte, einfache Federdynamometer anwenden. — Ueber die Intensität der Gewebespannungen siehe Bd. II, § 18. — Bd. II, p. 452 ist mitgetheilt, dass bei der mechanischen Reizung von Mimosa pudica eine sehr ansehnliche Krümmungsenergie gewonnen und zugleich eine sehr starke Verminderung der Biegungsfestigkeit verursacht wird.

2) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 92, 111. Ueber die Aussenleistungen vgl. diesen Bd. II, § 35, p. 166.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 7, 84.

der Constanz der Biegungsfestigkeit erschlossen wurde (II, p. 523), nach der Operation durch eine entgegengesetzt gerichtete Veränderung der Expansionsenergie bemerklich. Demgemäss tritt an der in constanter Finsterniss gehaltenen Bohne in den Abendstunden ebenso eine Senkung ein, wenn nur die obere oder nur die untere Gelenkhälfte vorhanden ist. Sofern also die untere Gelenkhälfte stehen blieb, wird in den Abendstunden durch Verdunklung eine Reaction hervorgerufen, welche der Nachschwingung entgegengesetzt gerichtet ist, während im intacten Gelenk die Nachschwingung und die photonastische Reaction gleichsinnig gerichtet sind.

Die Uebereinstimmung mit den anderweitigen Erfahrungen lässt zwar vermuthen, dass die antagonistischen Gelenkhälften nach der Befreiung von ihrem Gegenpart, wenigstens in einigen Hauptzügen, ähnlich reagiren und arbeiten wie in dem unversehrten Gelenke. Die Vorgänge in diesen werden aber nicht umgekehrt mit Sicherheit durch das Verhalten der operirten Gelenke gekennzeichnet, da nachweislich in vielen Fällen das Reactions- und Actionsvermögen durch tiefere, oder auch schon durch leichtere Eingriffe erheblich modificirt wird (vgl. I, p. 17; II, § 121, 122). Wenn also z. B. nach der Operation die Verdunklung ziemlich schnell eine Expansionszunahme in der stehen gebliebenen, unteren Hälfte des Blattgelenkes von Phaseolus veranlasst, so folgt daraus nicht, dass diese Gelenkhälfte ebenso schnell in dem intacten Gelenke reagirt.

Nach dem Verhalten der entsprechend operirten Gelenke ruft die Verdunklung in den Seitenflanken des Gelenkes eine analoge Reaction hervor wie in den Schwellgeweben der Ober- und Unterseite. Jedoch entspringt aus dem Antagonismus der Seitenflanken keine Krümmung, weil in beiden die Expansionsänderung denselben Verlauf nimmt[1]). Ein solches Verhältniss besteht aber bei der am Klinostaten befindlichen Bohne auch in Bezug auf die Ober- und Unterseite des Gelenkes. Da nun diese primäre Gleichheit bei Phaseolus durch den Einfluss der Schwerkraft aufgehoben und, je nach der Angriffsrichtung dieser, die obere oder die untere Gelenkhälfte bei einer Verdunklung comprimirt wird (II, p. 508), so spricht dieses dafür, dass es sich bei den photonastischen Krümmungen dieser Pflanze nur um ein quantitativ, aber nicht qualitativ verschiedenes Reactionsvermögen der antagonistischen Gelenkhälften handelt.

Historisches. Im Anschluss an II, p. 492 sei noch bemerkt, dass Dassen[2]) Bewegungen mit und ohne Gelenke unterschied, aber nicht erkannte, dass es sich in dem einen Falle um eine Variations-, in dem anderen um eine Wachsthumsbewegung handelt. Nachdem ich[3]) dann festgestellt hatte, dass die Krümmungsbewegungen der Blüthen durch Wachsthum vermittelt werden, wurde dasselbe an einigen Laubblättern von Batalin[4]) beobachtet, der indess irrigerweise auch bei den Gelenkbewegungen Wachsthum mitwirken lässt. Der wahre

---

1) Pfeffer, l. c. p. 11.

2) Dassen, Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte 1838, IV. Jahrg., Bd. 1, p. 214 u. IV, 2, p. 159. Nähere Literaturangaben bei Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 163.

3) Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 161.

4) Batalin, Flora 1873, p. 450.

Sachverhalt wurde dann durch meine[1]) Untersuchungen festgestellt, auf welchen in der Hauptsache die obige Darstellung basirt.

Von besonderer Bedeutung für das Studium der Gelenkbewegungen war der von Brücke[2]) gelieferte Nachweis, dass in dem Blattgelenk von Mimosa pudica am Abend die Biegungsfestigkeit zunimmt, dass also die Schlafbewegungen nicht, wie die durch einen mechanischen Reiz ausgelöste Bewegung, durch die Erschlaffung der einen Gelenkhälfte zu Stande kommt. Schon früher hatte Dutrochet[3]), besonders auf Grund der Erfahrungen an einseitig operirten Gelenken angenommen, dass die Schlafbewegungen durch die entgegengesetzte Aenderung der Expansionsenergie in den beiden antagonistischen Gelenkhälften bewirkt werden. Dieser Ansicht schlossen sich mehr oder weniger Dassen (l. c.), Brücke (l. c.), Sachs[4]) an, während Millardet[5]) (allerdings auf Grund unrichtig interpretirter Experimente), sowie Bert[6]) annahmen, dass in den beiden antagonistischen Schwellgeweben eine gleichsinnige aber ungleich verlaufende Aenderung der Expansionsenergie thätig sei. Auf Grund meiner Untersuchungen (l. c.) kam ich dann zu den schon mitgetheilten Schlüssen.

Der Umstand, dass vor meinen Untersuchungen die directen photonastischen Reactionen und die Nachschwingungen bezw. die resultirenden Tagesbewegungen nicht richtig auseinander gehalten wurden, dass ferner die Ausdehnung des operativen Eingriffes von Bedeutung ist, macht es begreiflich, dass die Studien an einseitig operirten Gelenken zu widersprechenden Resultaten führten. Wird nämlich an der Oberseite des Blattgelenkes von Phaseolus das Schwellgewebe nur bis an das Gefässbündel entfernt, so tritt (wie im intacten Gelenk) bei Verdunklung eine Senkung des Blattes ein, die aber offenbar dadurch erzielt wird, dass die Expansionsenergie des noch vorhandenen Restes des oberen Schwellgewebes die Energie der unteren Gelenkhälfte übertrifft. Denn wenn so weit wegpräparirt wird, dass mindestens das gesammte Schwellgewebe (aber nicht das Gefässbündel) beseitigt ist, das sich oberhalb der durch die Mitte des Gefässbündelstranges gelegten Ebene befindet (vgl. Fig. 32, p. 371), so ergiebt sich bei der Verdunklung eine Hebung des Blattes, es wird also eine Zunahme der Expansionsenergie in der unteren Gelenkhälfte angezeigt[7]). Offenbar hat eine ungenügende Beseitigung des oberen Schwellgewebes

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875. — Die Annahme von A. Burgerstein (Oesterreich. Botan. Zeitschrift 1901, Nr. 6), das Oeffnen der Blüthen werde nicht durch Wachsthum, sondern durch Turgordehnung bewirkt, muss entweder auf einem Irrthum oder auf einer unklaren Auffassung beruhen. Denn factisch ist echtes Wachsthum als Mittel der Bewegung empirisch sichergestellt. [Ebenso ist es mir unverständlich, wie Burgerstein (Ueber die Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von Tulipa und Crocus 1902) aus seinen Argumentationen folgern kann, dass die Bewegungen der Blumenblätter von Crocus und Tulipa nicht durch Wachsen ausgeführt werden, das doch stets vorliegt, wenn eine bleibende Verlängerung eintritt. Wie das Wachsen zu Stande kommt, ist immer eine besondere Frage.]

2) E. v. Brücke, Müller's Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1848, p. 440.

3) Dutrochet, Réch. anatom. et physiolog. s. l. structure intime d. animaux et d. végétaux 1824, p. 134. Nähere Literaturangaben bei Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 6, 163; Physiol. Untersuch. 1873, p. 3. Vgl. auch Schwendener (1896), Gesammelte Botanische Mittheilung. Bd. 2, p. 219.

4) Sachs, Botan. Zeitung 1857, No. 46 u. 47.

5) Millardet, Nouvell. recherch. s. l. périodicité d. l. tension 1869, p. 31, 48.

6) P. Bert, Mémoir. d. l. soc d. scienc. physiqu. et naturell. d. Bordeaux 1870, p. 51 des Separat. Vgl. Pfeffer, l. c. 1875, p. 7.

7) Wenn also an dem ungenügend operirten Gelenke die Verdunklung eine Verkürzung des unteren Blattgelenkes verursacht, so kann man durch Vervollständigung

verursacht, dass Schwendener[1]) und Jost[2]) bei Phaseolus nach der Verdunklung eine Senkung des Blattes fanden. In gleicher Weise dürfte es wohl auch zu erklären sein, dass Schwendener (l. c.) an einigen anderen operirten Pflanzen in Folge der Verdunklung eine Verkürzung derjenigen Gelenkhälfte beobachtete, die im intacten Gelenk zunächst comprimirt wird[3]). Für diese Gelenkhälfte ist also noch in keinem Falle sichergestellt, dass sie, nach völliger Beseitigung der Wirkung des Gegenparts, durch die directe Reizwirkung der Lichtentziehung zu einer Verkürzung veranlasst wird. Auch an den operirten Gelenken von Robinia pseudacacia und Porliera hygrometrica fand neuerdings Pantanelli[4]), dass beide Gelenkhälften auf Verdunklung gleichsinnig reagiren.

Da aber, insbesondere durch einen Uebergangsreiz, sehr wohl specifisch verschiedene Reactionen veranlasst werden können (II, p. 517), so ist nicht ausgeschlossen, dass es Pflanzen giebt, bei welchen durch die Verdunklung in den beiden antagonistischen Geweben (dasselbe gilt für die Nutationsbewegungen) eine entgegengesetzte Reaction ausgelöst wird. Auch ist es wohl möglich, dass die durch die Verdunklung hervorgerufene Uebergangsreizung eine vorübergehende Expansionssteigerung und Krümmungsbewegung verursacht, ohne dass eine Erhöhung der stationären Expansionsenergie und damit der Biegungsfestigkeit eintritt. Thatsächlich scheint sich bei manchen Pflanzen im Dunkeln nur eine geringe Erhöhung der (stationären) Biegungsfestigkeit einzustellen[5]). Ebenso ist es auch nicht nöthig, dass das Wachsthum in constanter Finsterniss dauernd ansehnlich gesteigert ist, wenn das Organ in Folge der Verdunklung eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung erfährt und eine ansehnliche Nutationskrümmung ausführt (vgl. II, § 103).

---

der Operation erzielen, dass dasselbe Gelenk auf denselben Reiz mit einer Verlängerung antwortet, wie Dr. Giessler und dann Dr. Wiedersheim in zahlreichen (noch nicht veröffentlichten) Experimenten an dem Blattgelenk des Primordialblattes von Phaseolus multiflorus fanden. Dieses Resultat tritt an der in dampfgesättigter Luft befindlichen Pflanze ebenso ein, wenn die Wundfläche frei oder mit nassem, plastischen Thon bedeckt ist, gleichviel, ob das Blatt sich bewegen kann, oder ob durch ein Dynamometer die Ausführung der angestrebten Bewegung unmöglich gemacht ist. Diese Resultate bestätigten vollständig meine früheren (1875) Untersuchungen, in welchen stets mit Vorbedacht sehr weitgehend operirt wurde. Die verschiedenen Pflanzen, mit denen ich experimentirte, sind in meinen Periodischen Bewegungen p. 8 namhaft gemacht.

1) S. Schwendener (1898), Gesammelte Botan. Mittheilung. Bd. 2, p. 246.

2) L. Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 31, p. 370.

3) Bei Mimosa pudica stimmen übrigens die von Schwendener (1897, l. c. p. 229) an den einseitig operirten Gelenken beobachteten Bewegungen mit dem Gange überein, der im Tageswechsel eintritt, wenn die Nachwirkungsbewegungen nicht durch zu starke photonastische Wirkungen gestört werden. Thatsächlich habe auch ich eine sehr vollständige abendliche Senkung dann constatirt, wenn, wie es bei Schwendener stets der Fall war, den secundären Blattstielen Bewegungsfreiheit geboten war vgl. II, p. 506).

4) E. Pantanelli, Studii d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori 1901, p. 225, 230.

5) Die Versuche, welche Schwendener (l. c. p. 236) an der chloroformirten Mimosa anstellte, sind nicht einwandsfrei, da Chloroformirung sehr wohl verschiedene Einflüsse ausüben kann und thatsächlich die Biegungsfestigkeit etwas steigert (vgl. Pfeffer, Physiol. Untersuch. 1873, p. 65). Uebrigens ist es nicht schwer, bei Mimosa die Biegungsfestigkeit zu bestimmen, wenn man vorsichtig bei einer Temperatur arbeitet, bei der die Schlafbewegungen vollständig ausgeführt werden, die Pflanze aber für Stossreize nicht allzu empfindlich ist.

Innere Ursachen. So lange unbekannt ist, warum und wie durch Licht, Temperatur u. s. w. die Zuwachsbewegung verlangsamt oder beschleunigt wird (vgl. II, p. 116), so lange kann man auch nicht eine völlige Aufklärung der Processe erhoffen, die den transitorischen oder stationären Veränderungen desjenigen Wachsthums zu Grunde liegen, durch das die photonastischen, thermonastischen etc. Krümmungen bewirkt werden. Uebrigens sind die maassgebenden Factoren auch bei anderen Krümmungsbewegungen noch nicht aufgehellt. Indessen ist es auch in Bezug auf die uns hier beschäftigenden, aitionastischen Bewegungen gewiss, dass die Veränderung der Wachsthumsthätigkeit nicht einfach durch die Steigerung oder Verminderung des Turgors bewirkt wird (II, p. 374, 432, 462, § 130).

Ferner lässt sich nicht ohne weiteres behaupten, dass die Variationsbewegungen durch eine entsprechende Veränderung des osmotischen Drucks vermittelt werden, da eine Veränderung der Expansionsenergie, und somit der hierdurch erzielten Erfolge, auch in anderer Weise, nämlich durch die Modification der elastischen Eigenschaften der Zellhaut, möglich ist (vgl. II, p. 375). Aus dem Umstand, dass Hilburg[1]) auf plasmolytischem Wege in den activen Schwellgeweben der Gelenke keine Veränderung des Turgors nachzuweisen vermochte, lässt sich indess aus den früher (II, p. 377) angegebenen Gründen nicht folgern, dass die photonastischen, thermonastischen u. s. w. Variationskrümmungen nicht durch Steigerung oder Verminderung der Turgorenergie bewirkt werden. Die von Hilburg (l. c.) ermittelte Thatsache, dass bei der geotropischen und heliotropischen Reaction der Gelenke eine Verschiebung der Turgorenergie (um ca. 1 Proc. Kaliumnitrat) eintritt, sagt also nur, dass die ausgelösten Processe in diesen und den photonastischen etc. Reactionen in irgend einer Weise verschiedenartig sein müssen. So gut wie Geotropismus und Photonastie können natürlich auch bei einer aitionastischen Reaction in demselben Gelenk Variation und Nutation zusammenwirken, selbst dann, wenn beiden eine verschiedenartige mechanische Vermittlung zu Grunde liegt.

Derzeit bedarf es keiner besonderen Erörterung, dass die Schlafbewegungen nicht etwa, wie Bert[2]) annahm, einfach die Folge von Turgorschwankungen sind, welche dadurch bewirkt werden, dass, in Folge der Kohlensäurezersetzung, in den Gelenken am Tage Glycose angehäuft wird, die während der Nacht allmählich schwindet. Dass diese Ansicht irrig ist, geht zur Genüge daraus hervor, dass die Tagesbewegungen auch in kohlensäurefreier Luft und dass die Nachwirkungsbewegungen im Dunkeln, also beide bei Ausschluss der Kohlensäureassimilation fortgesetzt werden.

---

1) C. Hilburg, Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 23. — Aus dem Umstande, dass nach Hilburg der Turgor in den Zellen des Schwellgewebes beim Aufenthalt in Wasser, aber nicht beim Liegen in einer Lösung von Kaliumnitrat und einigen andern Salzen zurückgeht, lässt sich in unserer Frage kein bestimmter Schluss ziehen. Vgl. Bd. I, § 17.

2) P. Bert, Compt. rendus 1878, Bd. 87, p. 421; z. Th. schon in Mémoires d. l. soc. d. sienc. physic. et naturell. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 53. Vgl. auch das Referat in Bot. Ztg. 1879, p. 187. — Die Speculationen von C. Kraus (Flora 1877, p. 73) sind ohne Bedeutung.

Abschnitt V.

Die Beeinflussung der aitionastischen Krümmungsbewegungen durch die Aussenbedingungen.

§ 105.

In demselben Sinne wie alle vitale Thätigkeit sind auch die autogenen und aitiogenen Bewegungsvorgänge von der Aussenwelt abhängig. Die allgemeinen Erörterungen in § 20 und 21 dieses Bandes (vgl. auch II, § 63) gelten also nicht nur für die Nutations- sondern auch für die Variationsbewegungen und ebenso für die stationären, wie für die transitorischen Reactionen.

Da aber die Modification der Wachsthumsthätigkeit und der Spannungsverhältnisse auffälliger ist, wenn sie durch eine Krümmung angezeigt wird, so sind besonders die schnell verlaufenden Krümmungsreactionen sehr geeignet, die Abhängigkeit der Thätigkeit von den Aussenbedingungen zu demonstriren. So ist z. B. bei den Reizbewegungen der Blätter von Mimosa pudica, der Staubfäden der Cynareen u. s. w. leicht zu verfolgen, dass die Pflanze bei einer bestimmten (optimalen) Temperatur am schnellsten und ausgiebigsten reagirt, dass sie aber bei genügender Erniedrigung oder Erhöhung der Temperatur in einen Starrezustand (Kälte- oder Wärmestarre, II, p. 78) verfällt, der durch die Wiederherstellung einer günstigen Temperatur sogleich oder nach einiger Zeit wieder aufgehoben wird, sofern der verlängerte Aufenthalt in den ungünstigen Bedingungen nicht schädigend gewirkt hat (vgl. II, § 63). Analoge Erfolge lassen sich bei partieller oder totaler Entziehung des Sauerstoffs, bei Herabsetzung des Turgescenzzustandes, bei der Einwirkung von Aether oder Chloroform etc. beobachten.

In jedem Falle ist wohl zu beachten, dass nicht nur durch die unerlässlichen formalen Bedingungen, sondern auch durch anderweitige Factoren die Reactions- und Actionsfähigkeit (also die Stimmung) modificirt wird, und Reizungen veranlasst werden können. So ist es z. B. für das Gedeihen der Mimosa pudica nicht nothwendig, dass die so auffälligen seismonastischen Reizbewegungen der Blattgelenke ausgelöst werden, und die Stimmung dieser und anderer Pflanzen wird nicht nur durch die Temperatur etc., sondern auch durch Chloroform, Aether u. s. w. beeinflusst, also durch Stoffe, die der Pflanze unter normalen Verhältnissen nie begegnen. Uebrigens ist bereits (I, § 3; II, § 77) allgemein erörtert, dass und warum der Tonus durch verschiedenartige Einflüsse und Combinationen in mannigfacher Weise verändert wird. Zu den besonderen Fällen gehört u. a. auch, dass die Contactreizbarkeit von Cuscuta am Klinostaten sistirt wird (II, p. 418), und dass in den Blattgelenken von Phaseolus die Bedingungen für eine photonastische Krümmungsreaction erst durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft geschaffen werden[1]).

---

1) Vgl. II, p. 508. An dieser Stelle ist auch darauf hingewiesen, dass verschiedene Factoren durch die Induction einer labilen oder stabilen Dorsiventralität die Bedingungen für eine aitionastische Krümmungsreaction herstellen können.

Weitere Beispiele für besondere Eigenthümlichkeiten werden wir noch bei Besprechung der tropistischen Bewegungen (II, § 121, 122) kennen lernen. Allgemein wird aber die Stimmung durch die formalen Bedingungen modificirt, deren Veränderung, sofern die geeignete physiologische Dorsiventralität vorhanden ist, eine photonastische, thermonastische u. s. w. Krümmungsbewegung veranlasst. Dass es sich auch bei diesen Bewegungen, die durch den Uebergang in eine neue Gleichgewichtslage zu Stande kommen, um eine Reizbewegung handelt, ist schon früher (I, p. 15) erörtert. Ferner ist schon hervorgehoben, dass ausserdem durch den plötzlichen Uebergang eine transitorische Reizung eintreten kann, und dass dasselbe Agens, ausser durch den diffusen, auch durch den einseitigen (tropistischen) Angriff besondere Reizwirkungen (also auch Stimmungsänderungen) verursachen kann.

Sofern die verschiedenen Fähigkeiten und Actionen in ungleichem Grade beeinflusst werden, ist es unter Umständen möglich, eine Partialfunction zu hemmen und einen gewissen Aufschluss über die Beziehungen der sensorischen und motorischen Processe zu gewinnen. Es sei hier nur daran erinnert, dass bei dem Blatt von Mimosa pudica durch dauernde Erschütterung nur die mechanische Reizbarkeit ausgeschaltet wird (II, § 90), und dass diese bereits durch eine Temperaturerniedrigung und eine Chloroformwirkung sistirt wird, durch welche die autonomen Bewegungen und die Tagesbewegungen nicht zum Stillstand gebracht werden. Diese letzteren hören aber bei Verdünnung der Luft früher auf, als die Befähigung zur Auslösung der mechanischen Reizung (II, p. 533).

Wird aber durch die Aussenverhältnisse die Auslösung der Reaction verhindert, während die Wachsthumsthätigkeit, überhaupt die mechanischen Mittel zur Ausführung der Action zur Verfügung stehen, so muss dieses Resultat durch irgend eine Verschiebung oder Hemmnng in den sensorischen (den perceptorischen oder ductorischen) Processen bedingt sein (II, § 77). Durch eine derartige Beeinflussung wird es also erzielt, dass bei einer allmählichen Verdünnung der Luft zunächst die heliotropische, weiterhin die geotropische Reizreaction und erst bei noch grösserer Sauerstoffarmuth die Wachsthumsthätigkeit erlöschen (II, p. 533).

Ferner beweist die Thatsache, dass das Blatt von Mimosa pudica auch dann in die Ausgangslage zurückkehrt, wenn die Wiederkehr der Stossreizbarkeit durch Chloroform, niedere Temperatur, Erschütterung verhindert ist (II, § 90), dass die rückregulatorische Thätigkeit nicht an die Existenz der Stossreizbarkeit gekettet ist. Die Sistirung der Reactionsfähigkeit durch Chloroform etc. muss aber auf der Modification oder Ausschaltung irgend eines Gliedes der sensorischen Processe beruhen, da in den Gelenken durch die Rückregulation die Spannkraft, also die potentielle Energie wiedergewonnen wird, durch deren Activirung die seismonastische Reizbewegung ausgeführt wird.

Ohne Frage wird es fernerhin mehrfach gelingen, aus den Erfahrungen über die Beeinflussung der Reactionen durch bestimmte Eingriffe eine gewisse Einsicht in den Reizprocess zu gewinnen. Was wir bis dahin wissen, ist bereits und wird bei der näheren Besprechung der Reizprocesse mitgetheilt (vgl. z. B. II, Kap. XIII). Im Folgenden sollen aber nur einige Thatsachen,

insbesondere in Bezug auf die specifisch verschiedene Abhängigkeit der Reactionsfähigkeit von gewissen Factoren, besprochen werden[1]).

Temperatur. Wie und warum bei gewissen Pflanzen in Folge des Temperaturwechsels eine thermonastische Bewegung durch die stationäre Verschiebung der Gleichgewichtslage oder auch durch eine transitorische Reaction verursacht wird, ist im vorigen Abschnitt dargelegt (vgl. namentlich II, § 99). Dabei ist bereits hervorgehoben, dass die Reactions- und Actionsfähigkeit in allen Fällen, also sowohl bei den durch die Temperaturveränderung, als auch bei den durch ein anderes Agens ausgelösten Reizungen, in der üblichen Weise (II, § 22) von der herrschenden Temperatur abhängen. Demgemäss haben Optimum, Maximum und Minimum auch in Bezug auf die aitionastischen Reactionen eine specifisch verschiedene Lage. So lässt sich z. B. bei 0—4 C. bei den Blüthen von Crocus eine thermonastische, bei den Blättern und Blüthen verschiedener anderer einheimischer Pflanzen eine photonastische Reizbewegung auslösen. Auch reagiren z. B. die Staubfäden von Berberis schon bei ziemlich niedriger Temperatur auf eine kräftige Berührung. Durch letztere werden aber die Blätter von Mimosa pudica[2]) nicht mehr gereizt, wenn die Temperatur unter 15 C. gesunken ist, während unter diesen Umständen die Schlafbewegungen und autonomen Bewegungen dieser Pflanze noch in merklicher Weise fortgesetzt werden.

Vorübergehende Wärmestarre trat in den Versuchen von Sachs (l. c. p. 453) bei 40 C. in 1 Stunde, bei 45 C. in $^1/_2$ Stunde, bei 49—50 C. in sehr kurzer Zeit ein. Wenn Pflanzen, die bei 40 C. noch reizbar waren, nach dem Zurückbringen in eine normale Temperatur vorübergehend starr wurden, so ist dieses vermuthlich eine Folge davon, dass der plötzliche Wechsel transitorisch eine interne Störung hervorrief.

Licht. Sofern sich die Organe im Dunkeln normal oder doch in zureichender Weise entwickeln (vgl. II, § 24, 26), so scheinen auch in ihnen die aitionastischen und tropistischen Reactionsfähigkeiten ohne die Mithilfe des Lichtes ausgebildet zu werden. So reagiren z. B. die im Dunkeln erzogenen Blüthen von Crocus und Tulipa (II, p. 104) energisch auf Temperaturschwankungen. Ferner sind die im Dunkeln entwickelten Ranken (II, p. 420), sowie die Staubfäden der im Dunkeln entfalteten Blüthen von Cynara scolymus[3]) empfindlich gegen mechanische Reize. Ja sogar in den Blättern von Mimosa pudica wird die seismonastische und die photonastische Reizbarkeit dann ausgebildet, wenn sie im Dunkeln unter bestimmten Bedingungen zu einer ansehnlichen Entwickelung gebracht werden (vgl. diesen Bd., p. 101).

Das Licht ist aber natürlich für die Ausbildung und die Erhaltung der

---

1) Auf die Bedeutung des Turgescenzzustandes, der sich aus II. § 100 u. 33 ergiebt, wird im Folgenden nicht eingegangen.

2) Sachs, Flora 1863, p. 451. An dieser Stelle sind die älteren Untersuchungen von Dutrochet citirt. — Einige weitere Angaben über die Abhängigkeit verschiedener aitionastischer Bewegungen von den Aussenbedingungen finden sich in den in § 86 bis 104 citirten Schriften von Kabsch, Morren u. s. w. Vgl. auch Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytolog. Untersuchung. 1893, p. 62. — Ueber autonome Krümmungsbewegungen vgl. Bd. II, § 81; über Schwärmbewegungen II, § 141.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 64.

Reactionsfähigkeit dann unerlässlich, wenn es zur Anregung oder zur Unterhaltung des actionsfähigen Zustandes nothwendig ist (vgl. II, § 23—26). Das ist z. B. bei den zu Variationsbewegungen befähigten (ausgewachsenen) Blättern der Fall, deren Gelenke demgemäss bei continuirlicher Lichtentziehung allmählich in einen Starrezustand (II, p. 78) verfallen[1]. Dieser pflegt im Dunkeln bei Mimosa pudica in 3—6 Tagen einzutreten. Analog verhalten sich andere Bewegungsgelenke, jedoch machen sich die specifischen Eigenthümlichkeiten unter anderm darin bemerklich, dass Mimosa pudica mit der Zeit auch schon in einer sehr gedämpften Beleuchtung starr wird, die bei der minder lichtbedürftigen Oxalis acetosella zur dauernden Unterhaltung des phototonischen Zustandes ausreicht.

Der Starrezustand der Bewegungsgelenke wird in den auf die Ausnutzung des Lichtes angewiesenen Blättern offenbar dadurch herbeigeführt, dass sich im Dunkeln allmählich ein pathologischer Zustand einstellt, der endlich das Absterben verursacht[2]. Da nun die Blätter trotz der Beleuchtung auch dann benachtheiligt und geschädigt werden, wenn ihnen durch den Aufenthalt in kohlensäurefreier Luft die Kohlensäureassimilation unmöglich gemacht ist, so dürfte der pathologische Zustand im Dunkeln wohl zum guten Theil dadurch verursacht werden, dass die Blätter dauernd verhindert sind, ihre normale physiologische Function auszuüben[3]. Jedenfalls wird der Starrezustand in den Gelenken, ebenso wie in den wachsthumsfähigen Organen nicht einfach durch den Mangel an organischer Nahrung herbeigeführt (vgl. II, § 26). Denn thatsächlich tritt die Dunkelstarre ohne eine Senkung des Turgors (Pfeffer, l. c. p. 68) und in manchen Fällen auch schon dann ein, wenn die Blätter noch reichlich mit Nahrung versehen sind (Pfeffer, l. c. p. 64). Es ist aber verständlich, dass das ausgewachsene Blatt sich nicht mehr den im Dunkeln gebotenen Bedingungen accommodirt, obgleich sich, aber auch nur unter ganz bestimmten Umständen, ein ansehnliches und reactionsfähiges Blatt entwickeln kann.

Mit dem Obigen steht auch in Einklang, was bis dahin über die Beeinflussung der Variationsbewegungen durch farbiges Licht bekannt ist. Denn wenn auch die vorliegenden Untersuchungen[4] nicht genügend kritisch durchgeführt sind, um ein abschließendes Urtheil zu gestatten, so geht doch aus ihnen hervor, dass der phototonische Zustand sowohl durch die stärker brechbare, als auch durch die schwächer brechbare Hälfte des Spectrums erhalten wird. Wenn nun auch die blauen und violetten Strahlen (analog wie bei nutirenden

---

1) Sachs, Flora 1863, p. 499, und die dort citirte Literatur; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 457. — Nach Jost (l. c. p. 469) erlischt zwar vielfach, aber nicht immer zuerst die Contactreizbarkeit, vielmehr schwindet zuweilen zuerst die photonastische Reizbarkeit. Auch tritt (Jost, l. c. p. 465) die Dunkelstarre in der höheren Temperatur nicht immer schneller ein.

2) Pfeffer, l. c. p. 64; Jost, l. c. p. 457.

3) Vgl. diesen Bd. II, p. 114 u. 279.

4) Lit. Daubeny, Philosoph. Transactions 1836, I, p. 519; P. Bert, Mémoir. d. l'Académ. d. Bordeaux 1871, p. 28 d. Sep.; W. P. Wilson, Contribut. from the Botanical Laboratory of Pennsylvania 1892, Bd. 1, p. 71; J. M. Macfarlane, Botan. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 136. — Vgl. diesen Bd. II, § 27, wo, neben den allgemeinen Erfahrungen über die Bedeutung der Spectralbezirke für das Wachsthum, auch (p. 118) die Angaben über die eigenthümliche Wirkung der grünen Strahlen mitgetheilt sind.

Organen) stärker photonastisch wirken, so reicht doch die photonastische Wirksamkeit der rothen und gelben Strahlen aus, um die Schlafbewegungen der Blätter hervorzurufen. Ebenso wie bei dem Vergleich von schwacher und starker Beleuchtung macht sich auch bei dem Vergleich von blauem und rothem Licht ein gewisser Unterschied in dem zeitlichen Beginn, in dem Verlauf der Schlafbewegungen und in Bezug auf die mittlere Gleichgewichtslage der Blätter bemerklich. Analoge Differenzen werden auch bei den Nutationsbewegungen der grünen und nicht grünen Organe gefunden. So pflegen sich die Blüthen im rothen Licht (analog wie bei matter Beleuchtung) minder weit zu öffnen, als im blauen Licht[1]).

Sauerstoff. Bei den aeroben Organismen, mit denen wir es hier allein zu thun haben, pflegt die Befähigung zu aitionastischen und tropistischen Reactionen, sowie zu autonomen Krümmungsbewegungen, sogleich nach der völligen Entziehung des freien Sauerstoffs sistirt zu sein[2]). Jedoch tritt dieser Starrezustand erst nach einiger Zeit bei den Tentakeln von Drosera ein, in denen nach Correns zunächst (analog wie bei dem Muskel), trotz des Fehlens von Sauerstoff, durch mechanische und chemische Reize eine Krümmungsbewegung auslösbar ist (vgl. I, p. 581). Aber auch bei den Blättern von Mimosa pudica lässt sich unmittelbar nach der Evacuation eine allerdings schwache, seismonastische Reizreaction bei so starker Luftverdünnung hervorrufen, dass diese Auslösung möglicherweise ohne die Mitwirkung des freien Sauerstoffs zu Stande kommt (Correns, l. c. p. 96, 144).

Jedenfalls erlischt bei Mimosa pudica die mechanische Reizbarkeit bei viel geringerer Sauerstoffspannung, als die photonastische Reizbarkeit, die bei Mimosa, sowie bei den anderen von Correns untersuchten Pflanzen aufhört, wenn die Luft bis zu einem Quecksilberdruck von 15—35 mm verdünnt ist[3]). Bei einem Luftdruck von 15—30 mm Quecksilber reagirten auch die von Correns (l. c. p. 126) untersuchten Ranken nicht mehr auf Berührung. Bei den Ranken scheint aber das Wachsthum erst bei einer höheren Luftverdünnung zu erlöschen, da eine inducirte Reizbewegung noch ein wenig in einer stärker verdünnten Luft fortgesetzt wird, in welcher die Perception des Reizes nicht erfolgt. Eine solche Nachwirkung konnte dagegen Correns (l. c. p. 136) nicht beobachten, als er Keimstengel nach geotropischer oder heliotropischer Induction in eine verdünnte Luft brachte, in welcher diese Reize nicht percipirt werden. Beachtenswerth ist aber, dass bei dem Keimstengel von Helianthus annuus, der vielleicht ein wenig ohne Sauerstoff wächst[4]), eine geotropische Reizbewegung

---

1) A. Hansgirg, Physiolog. u. Phycophytolog. Untersuch. 1893, p. 60.

2) Lit. C. Correns, Flora 1892, p. 87; Sachs, Flora 1863, p. 501; Kabsch, Bot. Zeitung 1862, p. 341; Dutrochet, Mémoires d. végétaux et d. animaux. Bruxelles 1837, p. 186, 259. Vgl. dieses Buch Bd. I, p. 580; Bd. II, p. 131 u. § 121, 148.

3) Correns, l. c. p. 117. Das Gesagte gilt für Variations- und Nutationsbewegungen. Es ist aber nicht näher untersucht, ob die aitionastischen Krümmungsbewegungen früher aufhören, als die Zuwachsbewegung, und ob ferner etwa die transitorischen Auslösungen schon bei höherer Sauerstoffdichte erlöschen, als die stationären Krümmungsreactionen.

4) Vgl. Bd. I, p. 581. [Nach A. J. Nabokich (Beiheft z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 13, p. 272) wächst Helianthus recht ansehnlich ohne freien Sauerstoff.]

noch bei einer sehr weitgehenden Evacuation ausgelöst wird, während die heliotropische Reizbewegung nicht mehr zu Stande kommt, wenn der Luftdruck unter 7,5 mm Quecksilber sinkt. Ebenso ist der Keimstengel von Sinapis alba bis zu einem Luftdruck von 30—37,5 mm, zu einer geotropischen, aber nur bis zu einem Luftdruck von 45 mm Quecksilber zu einer heliotropischen Reaction befähigt. Durch eine entsprechende Luftverdünnung lässt sich also erzielen, dass eine Pflanze zwar geotropisch, aber nicht heliotropisch reagirt. Wird aber die Pflanze in einer verdünnten Luft, in welcher keine Reaction erfolgt, dem geotropischen oder heliotropischen Reiz ausgesetzt, so ist nach der Rückkehr in den normalen Luftdruck keine Nachwirkungsbewegung zu beobachten. Es unterbleibt also insbesondere die heliotropische Induction bei einer Luftverdünnung, bei welcher durch das Wachsthum und die Auslösung der geotropischen Krümmung angezeigt wird, dass die Pflanze actionsfähig ist. Da nun in einer solchen Luft auch eine in Gang gesetzte heliotropische Krümmungsbewegung zum Stillstand kommt, so muss man annehmen, dass unter diesen Umständen sowohl die Perception des heliotropischen Reizes, als auch die Auslösung der Action durch die ductorischen Processe unmöglich ist.

In Bezug auf die Aenderung der Gleichgewichtslage durch die Luftverdünnung siehe II, p. 462. Ueber die transitorische Reizung durch die Verminderung des Luftdruckes bezw. der Partiärpressung des Sauerstoffes vgl. II, p. 465. Nach dem, was früher (I, p. 547; II, p. 131) über die Bedeutung der Partiärpressung des Sauerstoffes für Wachsthum und Athmung gesagt wurde, ist es begreiflich, dass auch die hier besprochenen Reizvorgänge durch die Uebertragung der Pflanze in reinen Sauerstoff (bei gewöhnlichem Luftdruck) nicht wesentlich beeinflusst werden[1]. Die schädliche Einwirkung von Sauerstoff, die Kabsch (l. c.) in einigen Fällen beobachtete, ist offenbar durch die Verwendung von unreinem Sauerstoffgas herbeigeführt worden. Ferner soll nach Kabsch (l. c.) in Stickoxydul die Reizbarkeit erhalten bleiben, was nach Correns (l. c. p. 108, 150) bei Berberis nicht zutrifft. Da aber nach A. Borzi (Rivista d. Scienze Biologiche 1899, Fasc. IV; Botan. Centralbl. 1899, Bd. 80, p. 351) Mimosa in Stickoxydul zunächst starr, nach einiger Zeit aber wieder beweglich wird, so werden erneute Studien Aufklärung schaffen müssen. — Ueber den schädlichen Einfluss der Kohlensäure vgl. Correns, l. c. p. 109, 121, 130, sowie dieses Buch Bd. I, p. 316; Bd. II, p. 333.

Aether, Chloroform. Nachdem früher (II, § 94) die Auslösung von stationären und transitorischen Krümmungsreactionen durch verschiedenartige chemische Reize behandelt wurde, haben wir nur kurz auf die Beeinflussung der übrigen aitionastischen Bewegungen durch chemische Agentien hinzuweisen. Wir lassen dabei ausser Acht, dass sicherlich auch diese Bewegungen durch alle diejenigen Stoffe beeinträchtigt werden, welche bei genügend intensiver Einwirkung eine gewisse oder eine totale Hemmung von Partialfunctionen und schliesslich das Absterben bewirken (II, p. 338 ff.), und gehen nur auf diejenigen Erfahrungen über Anaesthetica ein, welche in dem früher (II, p. 530) gekennzeichneten Sinn einige Bedeutung für die Separation von Reactionen und für die Beurtheilung des Reizprocesses haben[2].

---

1) Correns, l. c. p. 109, 120, 150.

2) Lit. über den Einfluss verschiedener Körper bei Göppert, De acidi hydrocyanici vi in plantas commentatio 1827; Marcet, Biblioth. universelle d. Genève

Schon lange ist bekannt, dass die Reizbarkeit der Mimosa pudica, sowie der Staubgefässe von Berberis, durch die Dämpfe von Aether und Chloroform sistirt wird (vgl. z. B. Bert, l. c.). Ein ähnliches Verhalten wurde unter anderm für die Blätter von Dionaea[1]), die Narben von Bignonia und Catalpa[2]), sowie für die Staubgefässe der Cynareen festgestellt. Auch ist bereits (II, p. 530) hervorgehoben, dass ein mässiges Chloroformiren zwar die mechanische Reizbarkeit, aber nicht die Tagesbewegungen und die autonomen Bewegungen der Blätter und Blättchen von Mimosa pudica zum Stillstand bringt. Ob diese Bewegungen bei allen Pflanzen durch Aetherisiren und Chloroformiren vollständig ausgeschaltet werden können, ohne dass eine Schädigung des Organismus eintritt, ist noch nicht näher untersucht. In der That scheint vielfach eine völlige Sistirung der Reizbarkeit der Ranken, der photonastischen und thermonastischen Nutationsbewegungen, sowie überhaupt der Zuwachsbewegung[3]) erst bei einer Aether- oder Chloroformwirkung einzutreten, die bei etwas längerer Einwirkung eine Schädigung des Organismus herbeiführt.

Durch die bisherigen Untersuchungen ist noch nicht entschieden, ob durch Chloroform oder Aether bei den Ranken, bei den Tentakeln von Drosera[4]) u. s. w. zuerst die Sensibilität (die Perceptionsfähigkeit etc.) oder die Wachsthumsthätigkeit unterdrückt wird. Dagegen wird nach Czapek[5]) durch Chloroformwirkung die geotropische Motilität (Reactionsthätigkeit und Reactionsfähigkeit) ansehnlicher und früher unterdrückt, als die geotropische Sensibilität. Desshalb ist es möglich, bei Anwendung der richtigen Chloroformconcentration den Keimwurzeln von Vicia faba und Lupinus albus eine geotropische Reizung zu induciren, die zur Folge hat, dass nach Beseitigung des Chloroforms eine geotropische Nachwirkung eintritt. Ein ähnlicher Erfolg wurde auch mit Kohlensäure, Coffein und einigen anderen Stoffen, sowie bei Anwendung niedriger Temperatur (II, § 121) erhalten. Andererseits ist bereits (II, p. 443, 530) hervorgehoben, dass und warum bei Mimosa (und vermuthlich bei den sich ähnlich verhaltenden Objecten) die

---

Archiv 1848, Bd. 60, p. 204; P. Bert, Mémoir. d. l'Academie d. Bordeaux 1866, p. 30; Cl. Bernard, Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1885 II. Aufl., Bd. I, p. 258; Tassi, Nuovo giornale botanico italiano 1887, Bd. 9, p. 30; P. Kruticklj, Botan. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 379; A. Borzì, L'apparato di moto delle Sensitive 1899; G. Paoletti, Nuov. giornal. botanic. italiano 1892, Bd. 24, p. 65. In diesen Arbeiten ist die übrige Literatur citirt. Vgl. ferner dieses Buch II, 121, 148.

1) Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 275.

2) Heckel, Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 702.

3) Ueber die Beeinflussung der Zuwachsbewegung vgl. z. B. W. Detmer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1882, Bd. 11, p. 227; C. O. Townsend, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 522, sowie dieses Buch Bd. II, § 30. Ob, analog wie bei der Zuwachsbewegung (Bd. II, p. 130), durch eine schwache Aetherwirkung eine transitorische Beschleunigung der Krümmungsthätigkeit erzielt werden kann, ist noch nicht untersucht.

4) Wenn Ch. Darwin (Kletternde Pflanzen 1876, p. 138) eine Aufhebung der Reizbarkeit der Ranken durch Aether nicht beobachtete, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass bei stärkerer Aetherwirkung ein Erfolg erzielt wird. In den Versuchen mit den Tentakeln von Drosera wurde von Darwin (Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 197; vgl. auch Heckel, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 525) nicht in allen Fällen eine Sistirung der Reizbarkeit durch Aether und Chloroform gefunden.

5) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 199. Ein ähnliches Resultat erhielt K. Steyer (Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 7, 25) mit Phycomyces. — Vgl. auch Correns, Flora 1892, p. 134.

Sistirung der Reizbarkeit durch Chloroform, Aether etc. auf einer Ausschaltung oder Veränderung in den sensorischen Processen beruhen muss.

Elektricität. Nach den allerdings lückenhaften Erfahrungen über die Beeinflussung der Zuwachsbewegung (II, § 28) ist zu vermuthen, dass die verschiedenartigen Krümmungsbewegungen durch einen schwachen (constanten) elektrischen Strom nicht wesentlich modificirt werden, während bei genügender Steigerung der Stromintensität Hemmung der Thätigkeit und endlich Tödtung zu erwarten ist. Ob sich bei einer gewissen Stromintensität unter Umständen ein Excitationsstadium einstellt, ist nicht bekannt.

Elektrische Entladungen, und demgemäss auch Inductionsschläge, wirken aber wie mechanische Stösse und Erschütterungen. Folglich wird die volle Bewegungsamplitude bei den Blättern von Mimosa pudica, den Staubfäden von Centaurea, Berberis etc. schon durch einen Oeffnungs- oder Schliessungsschlag, bei den Blättern von Oxalis acetosella aber erst durch wiederholte Inductionsschläge ausgelöst (vgl. II, § 89, 90)[1]. Ferner wirkt die Wiederholung von mechanischen Stössen und von Inductionsschlägen in derselben Weise auf die Blätter von Mimosa pudica, die also in beiden Fällen bei continuirlicher Reizung, trotz der dauernden Inanspruchnahme, in die Ausgangslage zurückkehren, aber unter diesen Umständen die Sensibilität nicht wiedergewinnen[2]. Ausserdem ist bereits mitgetheilt, dass und warum auch die mit Tastreizbarkeit ausgestatteten Ranken durch schwache Inductionsschläge gereizt werden[3].

Ob und in wie weit die Reactionsfähigkeit (die Stimmung) bei der dauernden Inanspruchnahme durch Inductionsschläge modificirt wird, ist noch nicht untersucht. Sollten die Angaben von Kabsch[4]) richtig sein, dass die Seitenblättchen von Desmodium gyrans (Fig. 35, p. 383), wenn sie bei 22 C. bewegungslos sind, durch schwache Inductionsschläge in Bewegung gesetzt werden, so ist eine nähere Aufklärung dieses Verhaltens nothwendig.

---

1) Aeltere Lit. in den Bd. II, p. 123 citirten Schriften von Treviranus, de Candolle etc. Ferner W. Kabsch, Botan. Zeitung 1861, p. 358; Cohn, Abhandlg. d. schlesischen Gesellsch. für vaterländ. Cultur 1861, Heft 1, p. 21 (Staubfäden d. Cynareen); Blondeau, Compt. rend. 1867, Bd. 65, p. 304; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. 1, p. 505, 521. Vgl. auch Bd. II, § 153.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 521 u. diesen Bd. II, p. 443.

3) Siehe Pfeffer, l. c. p. 505 und diesen Bd. II, p. 437. — W. Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 313) beobachtete eine Reizung der Ranken erst bei stärkeren Inductionsschlägen. Vermuthlich werden bei richtiger Versuchsanstellung durch Inductionsschläge auch die Drüsenhaare von Drosera gereizt, an welchen Nitschke (Bot. Zeit. 1860, p. 229) keinen Erfolg beobachten konnte. — Bemerkt sei noch, dass nach Mohl (Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 70) der constante elektrische Strom keinen Einfluss auf Ranken ausübt.

4) W. Kabsch, l. c. p. 361. Vgl. auch diesen Bd. II, p. 396 Anmerk. — Natürlich werden durch Inductionsschläge, ebenso wie durch einen mechanischen Stoss, auch die Schnellbewegung des Gynostemiums von Stylidium, sowie die elastische Spannung in den Früchten von Impatiens (II, § 106) ausgelöst. Ueber Stylidium vgl. diesen Bd. II, p. 384, und Kabsch, l. c. p. 358.

Abschnitt VI.

Oeffnungs- und Schleuderbewegungen.

§ 106.

Für die Gesammtökonomie der Pflanze sind auch diejenigen Vorgänge und Bewegungen bedeutungsvoll, durch welche das Oeffnen von Früchten, Antheren, Sporangien, Sporenschläuchen u. s. w., sowie das Ausstreuen und Fortschleudern von Samen, Sporen und anderen Fortpflanzungsorganen erzielt wird. Da es sich indess bei diesen Vorgängen nicht um eigentliche physiologische Reactionen handelt, und da es unsere Aufgabe nicht ist, die mannigfachen Einrichtungen und Eigenheiten zu schildern, die zur Erreichung der angedeuteten Ziele und Zwecke dienen, so müssen wir uns darauf beschränken, in allgemeinen Zügen die in Betracht kommenden mechanischen Mittel anzudeuten und zur Erläuterung einige Beispiele anzuführen[1]).

Diejenigen Vorgänge, die wie die Bewegungen der Trockenfrüchte, der Grannen der Fruchtklappen von Erodium, gewisser Haare u. s. w. durch Quellungsänderungen in den abgestorbenen Objecten zu Stande kommen, zählen überhaupt nicht zu den eigentlichen physiologischen Processen. Dagegen ist die vitale Thätigkeit bei anderen Vorgängen insofern betheiligt, als die Bewegung auf der Ausgleichung von Spannungen beruht, die in den lebensthätigen Zellen und Organen geschaffen wurden. Eine derartige Ausgleichung tritt allgemein ein, wenn mit dem Absterben die osmotische Druckleistung des Zellinhaltes verloren geht, und demgemäss die Zellwand, je nach dem Grade der Turgordehnung, eine sehr geringe oder eine ansehnliche Contraction ausführt II, § 16, 17). Diese Aufhebung der Turgordehnung in den einzelnen Zellen hat aber, wie sich aus früherem (II, § 16—19, 78) ergiebt, eine entsprechende Contraction der Gewebe und eine Veränderung der Gewebespannung, unter Umständen also auch eine Krümmungsbewegung zur Folge.

Ausserdem können aber auch ohne ein Absterben Bewegungen dadurch entstehen, dass Spannungen ausgeglichen werden, die durch die Hemmung der angestrebten physiologischen Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit geschaffen wurden. Auf diese Weise kommen u. a. die noch zu besprechenden Schnellbewegungen der Staubgefässe von Parietaria, sowie der Fruchtklappen von Impatiens zu Stande. Während in diesem Falle die activen Gewebe lebendig bleiben, ist das plötzliche Hervorspritzen des Inhaltes aus dem einreissenden Sporenschlauch gewisser Ascomyceten mit einem Absterben des activen Schlauches verknüpft. In beiden Fällen ist aber eine Wiederholung der Schnell- und Spritzbewegungen ausgeschlossen, weil sogar die lebendig bleibenden Gewebe nicht in der Lage sind, die nothwendige Spannung von neuem herzustellen. Eine solche Wiederherstellung wird dagegen in der früher (II, p. 384) beschriebenen Weise durch die autonome Bewegungsthätigkeit des Gynostemiums

---

1) Vgl. die Zusammenfassungen bei F. Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895, p. 296, 326; A. Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 1 u. 2.

von Stylidium adnatum erzielt, das demgemäss zu einer wiederholten Ausführung von Schnellbewegungen befähigt ist.

In diesen und ähnlichen Vorgängen werden nicht nur die Spannungen, sondern auch die Bedingungen für die Auslösungsfähigkeit durch die Thätigkeit des Organismus geschaffen und vorbereitet. Denn entweder wird durch die physiologische Steigerung der Spannung oder durch die Lockerung des Gewebeverbandes (bezw. durch die Verminderung der Widerstandsfähigkeit der Zellhaut) dafür gesorgt, dass endlich durch die bestehende Spannung, oder durch einen leichten, mechanischen Eingriff, die verminderte Hemmung überwunden und damit die Schnell- oder Spritzbewegung in Scene gesetzt wird. In derselben Weise wird ja auch durch die vorbereitende Thätigkeit der Pflanze erzielt, dass Blätter, Blüthen, Früchte u. s. w. zu einer gewissen Zeit abfallen (II, § 62. Bei der Behandlung dieser Vorgänge ist übrigens darauf hingewiesen, dass die Pflanze zur Erreichung verschiedener Ziele und Zwecke Organe und Zellen abstösst oder zum Absterben bringt, und dass die Vorbereitungen zum Abtrennen lebendiger Elemente mit denselben Mitteln erreicht werden, die allgemein zur partiellen und totalen Separirung von Zellen dienen.

Da nach der Herstellung des labilen Zustandes die Schnell- oder Spritzbewegung offenbar ebensogut durch einen äusseren wie durch einen inneren mechanischen Anstoss veranlasst werden kann, so ist es begreiflich, dass z. B. auch Schwankungen der Turgor- und der Gewebespannung auslösend wirken, gleichviel ob diese Veränderungen durch Transpiration oder durch eine Reizreaction hervorgerufen werden. Auf einer solchen indirecten Wirkung dürften gewisse Auslösungen beruhen, welche bei bestimmten Objecten durch Licht, chemische Agentien, überhaupt durch physiologische Reize hervorgerufen werden. Sofern aber die physiologische Reizreaction sich ausbreitet, kann ein localisirter Reiz auch in die Ferne wirken. Durch einen derartigen Zusammenhang mag es bedingt sein, dass nach Darwin[1]) in der Blüthe von Catasetum (Orchidee) die Berührung einer Antenne (einer der eigenthümlichen Fortsätze des Rostellums) das Fortschleudern der Pollinarien veranlasst, welches durch die Activirung einer bestehenden Spannung bewirkt wird. Da aber die directe Berührung der Pollinarien nicht auslösend wirkt, so muss man annehmen, dass in diesem Falle durch die Reizperception in der Antenne eine physiologische Reaction hervorgerufen wird, die in besonders wirksamer Weise die Hemmung beseitigt, welche bis dahin die Schnellbewegung verhinderte.

Die bis dahin behandelten Vorgänge und Bewegungen treten auch bei Pflanzen ein, die vollkommen mit Wasser versorgt sind. Ausserdem werden Dimensionsänderungen und Bewegungen erzielt, wenn der Turgor durch übermässige Transpiration oder durch Plasmolyse theilweise oder gänzlich aufgehoben wird. Auch in diesem Falle handelt es sich um physikalische Vorgänge, auf die schon früher (II, p. 500) mit dem Bemerken hingewiesen wurde, dass wir nicht näher auf sie einzugehen haben, obgleich sie unter Umständen von ökologischer Bedeutung sind.

---

1) Ch. Darwin, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen befruchtet werden, II. Aufl. 1877, p. 152. [Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 62.]

Für den mechanischen Erfolg ist es natürlich einerlei, ob die Turgorspannung durch Absterben der Zellen oder durch Wasserentziehung (durch Transpiration oder Plasmolyse) aufgehoben wird. Bei grösserem Wasserverlust stellen sich dann in zarteren Geweben Schrumpfungen ein. Erst wenn das flüssige Wasser geschwunden ist, wird bei weiterer Austrocknung Quellungswasser entzogen und dadurch bewirkt, dass in der Membran Dimensionsänderungen und (wie jedes Hygrometer zeigt) unter Umständen Krümmungsbewegungen eintreten. Diese Vorgänge, ebenso bei Wasserzufuhr die Wiederherstellung des maximalen Quellungszustandes der Membran, sowie die partielle oder totale Ausgleichung der Schrumpfung, gehen auch in todten Geweben vor sich. Natürlich wird bei erneuter Wasserzufuhr nur in denjenigen Zellen die Turgorspannung wiederhergestellt, die durch das Austrocknen nicht getödtet wurden. Es ist übrigens selbstverständlich, dass alle diese Vorgänge periodisch werden, wenn sich die Entziehung des Wassers und die Wiederversorgung mit Wasser rhythmisch wiederholen (II, p. 247).

Beispiele für Bewegungen, welche durch die Turgorenergie, bezw. durch die davon abhängige Gewebespannung vermittelt werden: Ein Beispiel dafür, dass ohne eine Gewebezerreissung die Hemmung beseitigt und die Schnellbewegung ausgelöst wird, sind die Staubgefässe von Parietaria, Urtica, Pilea, Spinacia, Atriplex und einigen anderen Pflanzen. Die Staubgefässe der Urticeen sind bogenförmig nach innen gekrümmt und zwischen Perigon und Fruchtknoten (wo dieser fehlt, bilden die anderen Antheren die Widerlage) eingeklemmt. Dadurch wird zunächst die Ausgleichung der Spannung verhindert, die sich während der Entwickelung allmälich ausbildet und besonders auf einer Compression der Vorderseite (der Innenseite) des Staubfadens beruht. Wenn dann diese mechanische Hemmung mit dem Fortschreiten der Entwickelung und der Spannungszunahme überwunden wird, erfolgt plötzlich, wie bei dem Loslassen einer eingekrümmten Feder, ein Hervorschnellen, wodurch die Geradestreckung des Filamentes und zugleich das Hervorschleudern des Blüthenstaubes aus der sich öffnenden Anthere erzielt wird. Dieses Hervorschnellen, das endlich freiwillig erfolgt, wird durch mechanische Eingriffe (Druck gegen das Perigon, die Staubfäden etc.) beschleunigt, die zuweilen das gleichzeitige Hervorschnellen von einigen Staubgefässen veranlassen. Der Umstand, dass der Staubfaden in eine Furche der Anthere eingepresst ist und in dieser mit einer gewissen Energie haftet, bringt es mit sich, dass besonders bei den noch nicht völlig reifen Staubgefässen die Schnellbewegung zuweilen nicht sogleich mit der Entfernung der äusseren Hemmung eintritt[1]).

Durch die Ueberwindung oder Beseitigung der Hemmung werden ferner z. B. das Hervorschnellen der Geschlechtsorgane in der Blüthe von Sarothamnus, Genista tinctoria u. s. w.[2]), sowie das plötzliche Oeffnen der Blüthe von

1) Dieses Anhaften wurde zuerst von Askenasy nachgewiesen. Im Uebrigen war der Mechanismus schon früher richtig gedeutet. Näheres und Literatur bei Askenasy, Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg 1879, N. F. Bd. 2, p. 274.

2) Vgl. Ludwig, l. c. p. 472.

Stanhopea oculata[1]) veranlasst, das mit einem merklichen Geräusch vor sich geht. Auf das Zustandekommen und die Ursachen der wiederholten Schnellbewegung des Gynostemiums von Stylidium adnatum wurde bereits hingewiesen (II, p. 500).

In anderen Fällen wird durch die vorbereitende physiologische Thätigkeit bewirkt, dass endlich an bestimmten Stellen eine Zerreissung der Gewebe und damit eine plötzliche Ausgleichung der Spannungen eintritt, welche durch die Wachsthumsthätigkeit hergestellt war. Auf diese Weise erfolgt z. B. endlich selbstthätig oder in Folge eines leichten Druckes das Aufspringen der Früchte von Impatiens noli tangere und balsamina, von Cardamine hirsuta, Cyclanthera u. s. w., wobei sich die Fruchtklappen mit grosser Energie zusammenrollen und die Samen mehr oder weniger weit weggeschleudert werden[2]).

Zu diesen Vorgängen gehört auch das Auseinanderschnellen der Fadenzellen von Zygnema und Mougeotia, das durch die Spaltung der gemeinsamen Querwand vorbereitet wird, und bei dem Einreissen der Cuticula desshalb eintritt, weil durch die plötzliche Hervorwölbung der aneinanderliegenden Querwandstücke eine genügende Energie für das Fortschleudern gewonnen wird. Alle äusseren Einwirkungen, die das Einreissen der Cuticula begünstigen, veranlassen also auch das Auseinanderschleudern der Zellen, das z. B. durch Inductionsschläge, Chloroform, Jod in auffälliger Weise hervorgerufen wird[3]).

Bei Momordica elaterium löst sich dagegen zur Zeit der Fruchtreife der Fruchtstiel wie ein Stöpsel von dem basalen Theil der Frucht, und aus der so entstehenden Oeffnung werden die Samen mit einer schleimigen Flüssigkeit hervorgespritzt. Die Energie für dieses plötzliche Hervorspritzen wird, wie schon Dutrochet[4]) erkannte, durch die ansehnliche elastische Dehnung der Fruchtwandung geliefert, die sich demgemäss bei der Entleerung erheblich contrahirt, während wiederum die Ablösung des Deckels durch die entsprechende Lockerung des Gewebeverbandes vorbereitet und ermöglicht wird.

Zu den Spritzmechanismen gehört ferner das Hervorschleudern der Sporen bei den ejaculirenden Discomyceten, Pyrenomyceten und Flechten, die im Verein mit einer gewissen Menge des Zellinhaltes hervorgestossen werden und zuweilen mehrere Centimeter weit fliegen[5]). Die Bewegungsenergie wird in diesem Falle durch die Turgordehnung der elastischen Wand des Ascus gewonnen, der sich bei der Entleerung (ebenso bei Plasmolyse) auf $^3/_4$ bis $^2/_3$ der bisherigen Länge

---

1) Pfitzer, Beobachtungen über Bau und Entwickelung d. Orchideen 1877, p. 12 d. Sep. a. Verhandl. d. natur.-med. Vereins zu Heidelberg Bd. 2.

2) Näheres bei Dutrochet, Mémoires, Bruxell. 1837, p. 229; F. Hildebrand. Jahrb. f. wiss. Bot. 1873-74, Bd. 9, p. 238; Eichholz, ebenda 1886, Bd. 17, p. 543; Ludwig, l. c. p. 332. An diesen Stellen sind auch andere Objecte, sowie auch die Einrichtungen behandelt, durch welche die Samen von Oxalis fortgeschleudert werden. Ueber die ansehnlichen Schnellbewegungen bei Sphaerobolus stellatus vgl. Zopf, l. c. p. 84, 374.

3) Näheres bei Benecke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 453. [Tobler, Bericht d. botan. Gesellsch. 1902, p. 361; Zerfall des Thallus von Rhodomela.]

4) Dutrochet, l. c. p. 229; F. Hildebrand, l. c. p. 238; E. Roze, Journal d. Botan. 1894, Bd. 8, p. 308.

5) Näheres bei de Bary, Morphologie u. Biologie d. Pilze 1884, p. 90; W. Zopf. Die Pilze 1890, p. 87; F. Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895, p. 328. — Ueber die Elasticität der Zellhäute vgl. diesen Bd. II, p. 62.

zusammenzieht, also wie ein Gummiballon wirkt, aus dem bei dem Einstechen das gewaltsam eingepresste Wasser hervorspritzt.

An dem Wesen der Sache wird dadurch nichts geändert, dass bei gewissen Pyrenomyceten der Ascus vor der Ejaculation bis an oder über die Mündung des Peritheciums gelangt, und zwar vielfach dadurch, dass die cuticularisirte Aussenschicht reisst und die inneren Hautschichten bis auf das Doppelte der bisherigen Länge gedehnt werden[1]) (Fig. 62). Es gehört ferner zu den speciellen Eigenthümlichkeiten, dass die Sporen entweder simultan oder seltener succedan ejaculirt werden. In dem erstgenannten Falle pflegen sich die Sporen an der Spitze des Schlauches als eine zusammenhängende Masse anzusammeln. Bei der succedanen Entleerung (vgl. Fig. 62) drängt sich in die Rissstelle des Schlauches eine andere Spore, die dann weggeschleudert wird, wenn der Turgor in Folge dieses Verschlusses wiederum genügend erhöht ist. Kann es auch nicht zweifelhaft sein, dass das Einreissen an einer bestimmten Stelle durch die localisirte Herabsetzung der Cohäsion der Haut vorbereitet wird, so ist doch noch nicht näher ermittelt, ob die Ejaculation allein durch diese Veränderung oder unter Umständen auch durch die gleichzeitige Steigerung der Turgorenergie herbeigeführt wird[2]). Uebrigens ist es verständlich, dass verschiedene äussere Verhältnisse die Entleerung beschleunigen und dass z. B. durch Erschütterungen oder durch den Wechsel der Luftfeuchtigkeit zuweilen eine ansehnliche Ejaculation (ein Stäuben) veranlasst wird.

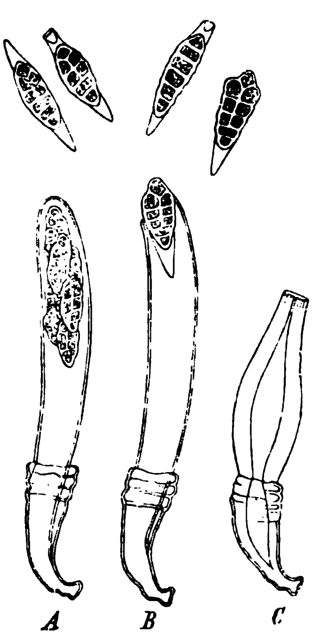


Fig. 62. Sphaeria Scirpi (Pleospora scirpicola) (nach Pringsheim, Jahrb. f. wiss Botan. 1858, Bd. I, p. 190). A der noch ungeöffnete Schlauch nach Zerreissung der cuticularisirten, äusseren Zellhautschicht. B Die Sporen sind bis auf eine, im Augenblick die Rissstelle verstopfende, ejaculirt. C Nach Entleerung aller Sporen.

Durch einen Spritzmechanismus wird ferner das reife Sporangium von

---

1) Ein Zerreissen oder Absprengen der Cuticula wird vielfach angewandt, z. B. auch um das weitere Flächenwachsthum der inneren Membranschichten (vgl. Bd. II, p. 37) oder um eine secretorische Thätigkeit (I, p. 266, 501) zu ermöglichen. — Aus Rissen der Cuticula dürften auch die Fäden hervortreten, welche sich an Drüsenhaaren der Blätter von Dipsacus in Wasser ausbilden. Es scheinen dieselben übrigens Producte einer Zellhautmetamorphose zu sein, durch die ja an Drüsenhaaren Harze, Schleimstoffe u. a. Stoffe gebildet werden. Die eigenthümlichen Bewegungen kommen vielleicht in analoger Weise zu Stande, wie die Bewegungen der sogen. Myelinformen. Vgl. Cohn, Botan. Ztg. 1878, p. 122; Fr. Darwin, Journal of microscop. science 1877, Bd. 17, p. 245, u. 1878, Bd. 18, p. 73.

2) Eine gewisse Rolle spielt bei manchen Entleerungen das ansehnliche Aufquellen der Schlauchwandung, durch welches das Lumen des Schlauches verengt wird. Dieses Aufquellen wurde vor der Entleerung vielleicht durch den Druck verhindert, welcher vom Inhalt gegen die Wandung ausgeübt wird.

Pilobolus crystallinus mit solcher Energie fortgeschleudert, dass es nach Coemans bis zu einer Höhe von 105 cm fliegt. In diesem Falle wird durch das allmähliche Verquellen der Membran die Verbindung zwischen dem Sporangium und dem Sporangiumträger gelockert, und gleichzeitig erreicht, dass der Träger am Scheitel einreisst und dass durch den hervorspritzenden Inhalt das Sporangium fortgeschleudert wird[1]). Durch ähnliche Einrichtungen werden u. a. auch die Sporen von Empusa muscae und verschiedenen Basidiomyceten abgeschleudert.

Wir gehen hier nicht weiter auf die besonderen Eigenthümlichkeiten von Einzelvorgängen ein, die das gemeinsam haben, dass die Oeffnung oder die Abstossung durch die vitale Thätigkeit vorbereitet wird, ohne dass in allen Fällen ein ansehnliches Fortschleudern eintreten muss. Es ist ausserdem bekannt, dass z. B. die Samenfäden und andere Schwärmzellen durch ihre Eigenbewegung den Weg aus dem geöffneten Antheridium oder Zoosporangium finden, wenn sie nicht schon bei dem Vorgang des Oeffnens hervorgestossen werden[2]).

Die Bewegungen, welche bei todten Organen durch den Wechsel der Feuchtigkeit zu Stande kommen, sind zwar, wie schon betont, keine physiologischen Processe, können aber desshalb doch für den Organismus eine ökologische Bedeutung haben[3]). So wird dadurch, dass sich viele Trockenfrüchte und Antheren bei weitgehendem Wasserverlust öffnen, bei dem Anfeuchten aber wiederum schliessen, erzielt, dass die Samen und Pollenkörner bei nassem Wetter nicht entleert werden. Dasselbe wird für die Sporen vieler Laubmoose dadurch erreicht, dass das Peristom bei nassem Wetter den Kapselmund verschliesst, bei trockenem Wetter sich aber zurückschlägt. Ferner krümmen sich die todten Involucralblätter von Carlina, Helichrysum[4]) u. s. w. bei feuchtem Wetter nach Innen und verhindern das Ausstreuen der Früchte, das möglich ist, sobald sich bei trockenem Wetter die Involucralblätter nach Aussen geschlagen haben. Auch wird bei Compositen durch Trockenheit die Ausbreitung der Pappushaare und hierdurch die günstige Gestaltung dieses Flugapparates herbeigeführt. Die bekannte Rose von Jericho (Anastatica hierochuntica)[5]),

---

1) Vgl. de Bary, l. c. p. 77, 90; Zopf, l. c. p. 81.

2) Angaben über die Entleerung von Schwärmzellen finden sich z. B. bei de Bary, l. c. p. 87; Falkenberg, in Schenk's Handbuch der Botanik 1882, Bd. 2, p. 195; Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 14; Walz, Bot. Ztg. 1874, p. 689; Rothert in Cohn's Beiträg. z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 344; Klebs, Bot. Ztg. 1891, p. 859; Goebel, Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1898, Suppl. II, p. 65.

3) Thatsachen und Lit. bei Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895, p. 327, 344; Kerner, Pflanzenleben 1891, Bd. 2, p. 421; Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie 1896, II. Aufl., p. 469, 488; Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873-74, Bd. 9, p. 245; C. Steinbrinck, Untersuch. üb. d. anatom. Ursachen des Aufspringens d. Früchte 1873, Bot. Ztg. 1878, p. 561; U. Geovanozzi, Nuovo giornal. botan. italiano 1901, Bd. 8, p. 207. In diesen und anderen Arbeiten ist auch das Aufspringen der Früchte etc. behandelt.

4) Dutrochet, Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 236; Detmer, Journal f. Landwirthschaft 1879, Bd. 27, p. 111.

5) Ascherson, Ber. d. bot. Gesellsch. 1892, p. 94.

sowie gewisse Früchte sind ferner Beispiele dafür, dass durch das Anfeuchten die Ausbreitung und durch das Austrocknen das Zusammenschliessen hervorgerufen wird.

Durch die Veränderung der Feuchtigkeit werden aber postmortal nicht nur Krümmungen in einer Ebene, sondern auch Drehungen bewirkt. Derartige Drehungen vollführen u. a. die Seta von Funaria und anderen Laubmoosen[1]), sowie die Conidienträger von Peronospora und einigen anderen Pilzen[2]). Ferner führen die als Hygrometer benutzten Carpellfortsätze von Erodium gruinum ausgezeichnete hygroskopische Drehungen aus, die, wie auch die Drehbewegungen der Grannen von Stipa, Avena etc. das Einbohren der Frucht in den Boden vermitteln[3]).

Es wurde bereits erwähnt, dass das Schrumpfen, sowie alle Deformationen, welche bei einem partiellen Wasserverlust in den wassererfüllten Zellen und Geweben eintreten, nicht auf der Veränderung des Quellungszustandes der Zellhaut beruhen können. Denn da sich diese in maximaler Quellung befindet, so lange noch flüssiges Wasser vorhanden ist, kann erst nach dem Verschwinden dieses eine Bewegung durch die Veränderung der Membranquellung eintreten (vgl. Bd. I, § 12). Das Schrumpfen der todten Gewebe bei dem nur partiellen Verlust des flüssigen Wassers kommt nach Kamerling[4]), Steinbrinck[5]) und Schrodt[6]) dadurch zu Stande, dass das Wasser, welches die Zelle erfüllt, in Folge seiner Volumabnahme und vermöge seiner Cohäsion (vgl. Bd. I, p. 206) und seiner Adhäsion an die Wandung, diese nach innen zieht und in Falten legt. Da dieser Vorgang nach Steinbrinck auch im luftleeren Raum vor sich geht, so ist die Mithilfe des Luftdruckes nicht notwendig. Zudem wird fernerhin, wenn die Wassermasse in der Zelle zerreisst, der einseitige Ueberdruck der Luft bald beseitigt, weil nach Steinbrinck[7]) die Luft schnell eindringt.

Da aber bei der Uebertragung von völlig trockenen Organen in feuchte Luft, sofern Thaubildung vermieden ist (vgl. Bd. I, p. 143), im Lumen der Zelle zunächst kein flüssiges Wasser vorhanden ist, so müssen die Bewegungen, welche unter diesen Umständen eintreten, auf Quellungsvorgängen in den Membranen beruhen. Auf diese Weise kommen also z. B. die hygroskopischen Bewegungen der Grannen von Erodium und Gramineen, sowie vieler Trockenfrüchte zu Stande. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass bei dem Austrocknen der wassergefüllten Zellen zunächst der angedeutete Cohäsionsmechanismus wirksam ist. Möglicherweise verursachen bei bestimmten Objecten beide eine gleichsinnige Bewegung, und so ist es denkbar, dass z. B. in Bezug auf die Antheren bis zu einem gewissen Grade

---

1) Wichura, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 198; Goebel, Flora 1895, p. 483.

2) Vgl. Zopf, Pilze 1890, p. 86.

3) Hanstein, Bot. Ztg. 1869, 526; Fr. Darwin, Transact. of the Linnean Society 1873, II. ser., Bd. I, p. 149; C. Steinbrinck, Bot. Ztg. 1878, p. 580.

4) Kamerling, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 53, ebenda 1898, Bd. 73, p. 472; Flora 1898, p. 152. Vgl. auch das Sammelreferat in Bot. Ztg. 1898, p. 330.

5) Steinbrinck, Festschrift für Schwendener 1899, p. 165; Ber. d. bot. Gesellsch. 1899, p. 99, 325; ebenda 1900, p. 48, 217, 275, 286. — Steinbrinck (l. c. 1900, p. 219) schlägt vor, die durch den Cohäsionsmechanismus erzielte Deformation »Schrumpfeln« zu nennen.

6) Schrodt, Ber. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 100.

7) Steinbrinck, l. c. 1900, p. 275, 286. Vgl. auch dieses Buch Bd. I, § 30, sowie P. Claussen, Flora 1901, p. 422.

sowohl Schwendener[1]) als Steinbrinck (l. c.) Recht haben, obgleich der erstere die Oeffnungs- und Schliessungsbewegungen durch die Membranquellung, der letztere durch den besagten Cohäsionsmechanismus zu Stande kommen lässt.

Der Erfolg ist natürlich in jedem Falle von den Eigenschaften des Objectes, also von der Quellungsfähigkeit der Wandungen, sowie von der Anordnung und Verkettung der Zellen und der Gewebe abhängig. Es ist indess nicht unsere Aufgabe, auf diese Verhältnisse einzugehen[2]). Uebrigens ist schon früher (Bd. I, § 12; II, § 19) mitgetheilt, dass die Zellmembranen, und in diesen wiederum die Schichten, in verschiedenem Grade quellungsfähig sind, und dass die Quellung nach verschiedenen Richtungen ungleich ausfallen kann. Da ferner bei der Quellung eine gewaltige Energie entwickelt wird (I, p. 63), so kann durch die Membranquellung im allgemeinen eine höhere mechanische Leistung vollbracht werden, als durch den besagten Cohäsionsmechanismus, der in dickwandigen Zellen keine auffällige Deformation hervorrufen wird. Wir unterlassen es auszumalen, wie sowohl durch das Schrumpfeln, als auch durch die Abnahme der Membranquellung das Zerreissen von Geweben (also z. B. das erste Oeffnen eintrocknender Früchte), sowie Spannungen und Schnellbewegungen verursacht werden können. Eine solche Schnellbewegung kommt z. B. bei dem Sporangium der Polypodiaceen dadurch zu Stande, dass die Zellen des Annulus bei der Abnahme des flüssigen Inhaltes contrahirt (deformirt) werden, und dass dann weiterhin die so erzielte elastische Spannung plötzlich ausgeglichen wird, wenn die Continuität des Wassers in der Annuluszelle zerreisst.

Historisches. Die Bewegungen, welche durch das Absterben oder durch den Wechsel des Wassergehaltes in todten Organen verursacht werden, wurden theilweise schon von A. P. de Candolle[3]), namentlich aber von Dutrochet[4] von denjenigen Bewegungen unterschieden, die von der Lebensthätigkeit abhängen. Dutrochet gab auch eine in den Hauptzügen richtige Erklärung des Mechanismus einiger Oeffnungs- und Schleuderbewegungen, deren nähere Kenntniss fernerhin durch die citirten Studien verschiedener Forscher gewonnen wurde.

Ausseneinflüsse. Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich ohne weiteres die verschiedene Bedeutung der äusseren Verhältnisse, die bei den todten Objecten natürlich nur rein physikalisch wirken, gleichviel ob es sich um die Schaffung der Bewegungsenergie durch die Veränderung des Wassergehaltes oder um einen auslösenden Anstoss handelt. Bei den lebenden Pflanzen kommen aber die äusseren Einflüsse ausserdem für die Ausbildung der Organe, sowie für die physiologische Herstellung und Vorbereitung der physikalischen Actions- und Reactionsfähigkeit in Betracht, und zudem kann, wie schon hervorgehoben wurde, indirect durch einen physiologischen Vorgang der Anstoss zu der Auslösung der physikalischen Reaction gegeben werden. Es ist auch verständlich, dass sowohl

1) Schwendener, Sitzungsber. d. Berliner Academ. 1899, p. 101. [Steinbrinck, Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, p. 552; 1902, p. 117; 1903, p. 217; Schrodt, Bericht der botan. Gesellsch. 1901, p. 483; Schwendener, Sitzungsber. d. Berlin. Acad. 1902, p. 1056; A. Ursprung, Jahrb. f. wiss. Botan. 1903, Bd. 38, p. 635.]

2) Vgl. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatom. II. Aufl. 1896, p. 465 und die an dieser Stelle p. 488 citirte Lit.

3) A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol., übers. v. Röper 1833, Bd. I, p. 13.

4) M. H. Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire d. végétaux et d. animaux. Bruxelles 1837, p. 225, 235.

in physiologischer, als auch in physikalischer Hinsicht der plötzliche Wechsel anders wirken kann, als die allmähliche Veränderung der mechanischen Inanspruchnahme, der Temperatur, der Transpiration u. s. w.

Da im Obigen für alle diese Verhältnisse und Beziehungen Beispiele enthalten sind, so darf ich mich hier auf einige allgemeine Bemerkungen beschränken. Ich erinnere nur daran, dass der Wechsel des Wassergehaltes bei lebenden Objecten sowohl im physikalischen, als auch im physiologischen Sinne wirksam sein kann (vgl. II, § 33, 34, 100). Auch ist es einleuchtend, dass die unzureichende Versorgung mit Sauerstoff die Ausbildung des reactionsfähigen Zustandes erschwert oder ganz unmöglich macht (I, § 103; II, § 31), und dass desshalb das Abschleudern von unreifen Sporangien etc., sowie die Entleerung von unreifen Schwärmsporen[1]) durch die Entziehung von Sauerstoff ganz oder theilweise verhindert wird.

Die Temperatur wirkt natürlich auch auf die Quellungsvorgänge u. s. w. in rein physikalischem Sinne ein. Ausserdem sind alle formativen und vorbereitenden physiologischen Vorgänge in der üblichen Weise von den Temperaturverhältnissen abhängig (II, § 22). Bei denjenigen Pflanzen, die in tiefer Temperatur gedeihen, kann sich demgemäss auch das Abstossen von Organen, sowie die Entleerung von Schwärmsporen u. s. w. bei niedriger Temperatur abspielen[2]). Ferner deuten einige Beobachtungen von Thuret darauf hin, dass die Entleerung von Zoosporen durch eine supraoptimale Temperatur verlangsamt wird. Gelegentlich wird auch wohl der Temperaturwechsel von Bedeutung sein, und so ist es zu verstehen, dass Dodel (l. c.) Frühgeburten der Schwärmer von Ulothrix beobachtete, als die eingefrorenen Fäden dieser Alge schnell aufthauten.

Der directe Einfluss der Beleuchtung auf die hier behandelten Bewegungen dürfte wohl der Regel nach gering sein. Denn wenn die Beleuchtung durch Steigerung der Transpiration oder dadurch wirkt, dass sie die Ausbildung von Organen oder die des reactionsfähigen Zustandes einleitet, so handelt es sich ebenso um eine indirecte Wirkung, als wenn die Beleuchtung durch die Modification der Wachsthumsthätigkeit oder des Turgors eine physikalische Auslösung veranlasst. Thatsächlich gehen die Oeffnungs- und Schleuderbewegungen auch bei denjenigen Objecten im Dunkeln von statten, die sich bei dauernder Lichtentziehung nicht oder nicht normal ausbilden. Jedoch scheinen diese Vorgänge in gewissen Fällen durch die Beleuchtung oder durch den Beleuchtungswechsel begünstigt zu werden. So wird durch die Beleuchtung der zuvor verdunkelten Pflanzen das Abschleudern des Sporangiums von Pilobolus crystallinus[3]), sowie die Ejaculation der Sporen von Ascobolus furfuraceus[4]) befördert. Nach den Beobachtungen einiger Forscher wird ferner bei verschiedenen Algen die Entleerung der Schwärmsporen durch die Beleuchtung begünstigt und zum Theil am Licht vollständiger ausgeführt, als im Dunkeln[5]).

---

1) Vgl. Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 344 und die in dieser Arbeit citirte Lit.

2) Beisp. u a. bei Kjellmann, Botan. Ztg. 1875, p. 774; G. Kraus, ebenda 1875, p. 774; Dodel, ebenda 1876, p. 178; Strasburger, Wirkung des Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 44; Klebs, Die Bedingungen d. Fortpflanzung einiger Algen u. Pilze 1896.

3) Nach Coemans und nach Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 290. — Dabei sind nach G. Kraus (Bot. Ztg. 1876, p. 507) die blauen und violetten Strahlen am wirksamsten.

4) Nach Coemans, citirt bei de Bary, Morpholog. u. Biologie der Pilze 1884. p. 99.

5) Lit. A. Braun, Verjüngung 1851, p. 237; Thuret, Annal. d. scienc. naturell.

Kapitel XIII.
Tropistische Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I.
Einleitung.

§ 107. Allgemeines.

Die Pflanze und die von ihr producirten Organe können die natürliche und zweckentsprechende Lage nur unter Mitwirkung von bestimmt orientirenden Reizwirkungen gewinnen. Denn die Keimwurzel und der Hauptspross würden z. B. in jeder beliebigen Richtung weiter wachsen, wenn sie nicht durch die tropistische Reizwirkung (II, p. 356) der Schwerkraft veranlasst würden, sich solange abwärts, bezw. aufwärts zu krümmen, bis sie die lothrechte Gleichgewichtslage erreicht haben. Infolge dieser Orientirung der Hauptachsen ist den aus diesen hervortretenden Sprossungen eine bestimmte Orientirung auch dann gesichert, wenn sie diejenige Lage bewahren, die sie aus inneren Ursachen (vermöge der autogenen Symmetrieverhältnisse) anstreben. Das ist z. B. vielfach bei Haaren, bei den Seitenwurzeln höherer Ordnung u. s. w. der Fall, während die Seitenwurzeln erster Ordnung, die Ausläufer, die Laubblätter u. s. w. gewöhnlich mit Sensibilitäten ausgestattet sind, die zur Folge haben, dass diese Organe durch die tropistische Reizwirkung der Schwerkraft, des Lichtes u. s. w. in eine bestimmte Lage gebracht werden. Da nun die Pflanze und deren Organe schon während der Entwickelung die den obwaltenden Bedingungen entsprechende Orientirung annehmen, so treten die auf die Herstellung der Gleichgewichtslage berechneten Orientirungsbewegungen selbstverständlich nur ein, wenn der Gleichgewichtszustand gestört wird, wenn also z. B. der vertical orientirte Spross in eine geneigte Lage gebracht, oder wenn z. B. die Angriffsrichtung des Lichts modificirt wird. In der tropistischen Gleichgewichtslage können natürlich anderweitige Krümmungsbewegungen durch diffuse Aussenreize (II, p. 83, 356) oder durch die autogene Thätigkeit herbeigeführt werden. Bei der Besprechung der autonomen Bewegungen (II, § 80—82) ist unter anderm auch gezeigt worden, dass und wie durch die autogene Modification der Sensibilität tropistische Reizbewegungen veranlasst und nutzbar gemacht werden, um eine einmalige Verschiebung der Ruhelage oder um periodische Bewegungen zu erzielen (II, p. 390).

Wir sehen indess zunächst von diesen und anderen Verwicklungen ab, halten uns also sachgemäss in erster Linie an die Betrachtung derjenigen Orientirungsbewegungen, die durch eine einzelne tropistische Reizursache (bei Constanz der

---

1850, III. sér., Bd. 14, p. 247; Strasburger, l. c. p. 15; Walz, Bot. Ztg. 1868, p. 497; Dodel-Port, ebenda 1876, p. 177; Rostafinski u. Woronin, ebenda 1877, p. 667; Klebs l. c.

übrigen Aussenbedingungen) ausgelöst werden. Dabei fassen wir als Orientirungsbewegungen, Richtungsbewegungen oder tropistische Bewegungen alle diejenigen Reactionen zusammen, bei denen die Richtung der ausgelösten Bewegungen, und somit die endliche Orientierung des Organs, in bestimmter Beziehung zur Angriffsrichtung des auslösenden Agens steht. Es ist auch einleuchtend und bereits hervorgehoben, dass bei der Pflanze, ebenso wie bei dem Menschen, eine bestimmte Orientierung (die auf einer Unterschiedsempfindung beruht) nicht durch eine allseitig gleichmässige (diffuse, äquale), sondern nur durch eine einseitig überwiegende (inäquale, tropistische) Einwirkung veranlasst werden kann (vgl. II, p. 83, § 125).

Mit der Bezeichnung Geotropismus, Heliotropismus (Phototropismus), Thermotropismus, Chemotropismus, Osmotropismus, Hydrotropismus, Rheotropismus, Thigmotropismus (Haptotropismus), Galvanotropismus usw. (ebenso Autotropismus II, § 119) ist somit das auslösende Agens, sowie die tropistische Reactionsfähigkeit (also auch eine specifische tropistische Sensibilität I, p. 14, II, p. 360) gekennzeichnet, ohne dass etwas Bestimmtes über die maassgebenden physiologischen Processe ausgesagt oder vorausgesetzt wird[1]). Thatsächlich werden schon die Krümmungsbewegungen nicht immer mit denselben Mitteln (theilweise durch Wachsthum, theilweise durch Variation II, § 128) ausgeführt und ebenso werden die Locomotionen, also die Richtungsbewegungen der freibeweglichen Organismen nicht immer in derselben Weise erzielt (II, Kap. XIV). Um aber mit dem Worte zugleich anzuzeigen, dass es sich um die Orientirungsreaction eines freibeweglichen Organismus handelt, kann man von tactischen Reizbewegungen und demgemäss von Phototaxis, Chemotaxis u. s. w. reden[2]). Die Unterscheidung von Taxis und Tropismus ist also ausschliesslich auf einen Unterschied in der Art und Weise der Bewegung basirt, der durch die motorischen Befähigungen der freibeweglichen und der festgewurzelten Organismen bedingt und geboten ist (II, p. 354). Dieserhalb müssen aber die sichtbaren Bewegungsvorgänge auch dann verschieden ausfallen, wenn in beiden Fällen die sensorischen Processe völlig übereinstimmen. Jedoch können wir auf Grund unserer Erfahrungen weder in Bezug auf die tropistischen, noch in Bezug auf die tactischen Orientirungsbewegungen behaupten und fordern, dass in allen Fällen die sensorischen Processe übereinstimmen, welche durch die einseitige Reizwirkung des Lichts oder eines anderen Agens ausgelöst werden (II, § 77, 125).

Es wurde auch bereits hervorgehoben (II, p. 355), dass bei der allgemeinen Beurtheilung dieser Reizprocesse in gleicher Weise die Reactionen zu berück-

---

1) In diesem Sinne wurde Heliotropismus etc. von A. P. de Candolle und Anderen angewandt. Es ist also weder historisch gerechtfertigt noch zweckmässig, mit Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 22) diese Bezeichnung speciell für diejenigen Krümmungsbewegungen zu reserviren, die durch Wachsthum vermittelt werden.

2) Naturgemäss giebt es keine scharfe Grenze zwischen Tropismus und Taxis, und es wurde beispielsweise schon (II, § 76) darauf hingewiesen, dass der Mensch, je nachdem er nach der Lichtquelle hinwandert oder, ohne den Platz zu verlassen, sich nach dem Lichte hinbeugt, eine phototropische oder eine phototactische Bewegung ausführt. Für das Wesen dieser Reizvorgänge ist es natürlich gleichgiltig, ob man die Unterscheidung von Tropismus und Taxis acceptirt oder verwirft. Uebrigens wird Tropismus, tropistisch u. s. w. im Folgenden auch generell angewandt. Vgl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 414 Anmerk.

sichtigen sind, die durch Krümmung oder durch freie Ortsbewegung ausgeführt werden. Um indess in beiden Fällen eine Uebersicht über die überaus grosse Mannigfaltigkeit zu gewinnen, erscheint es vortheilhafter, zunächst die tropistischen Krümmungsbewegungen und darauf (Kap. XIV) die tactischen Reizvorgänge, in Verbindung mit der allgemeinen Betrachtung der Locomotionen, zu besprechen. Dem Nachtheil, der aus dieser Trennung entspringt, soll thunlichst dadurch begegnet werden, dass die Erfahrungen über die tactischen Reizprocesse, so weit nöthig, bereits bei der allgemeinen Behandlung der tropistischen Reizvorgänge (in diesem Kapitel) berücksichtigt werden.

In jedem Falle ist der äussere Anstoss (die Reizwirkung) nur die Veranlassung, dass der Organismus, oder ein Organ desselben, mit den zur Verfügung stehenden Mitteln eine bestimmt gerichtete Krümmungsbewegung (bezw. Torsionsbewegung) oder, bei einem freibeweglichen Organismus, mit Hilfe der Cilien etc. eine Körperwendung ausführt. Je nachdem dann in der Gleichgewichtslage die Hauptachse des Organismus, oder des reagirenden Organes, parallel oder senkrecht resp. schief zur Angriffsrichtung des reizenden Agens zu stehen kommt, werden wir Parallelotropismus [longitudinaler Tropismus (Frank), Orthotropismus] und Plagiotropismus (Sachs) unterscheiden. In dem zuletzt genannten Falle werden wir im näheren von transversalem Tropismus (Frank) [Diatropismus (Darwin), Homalotropismus (Noll)] reden, wenn in der Gleichgewichtslage die Hauptachse annähernd senkrecht steht und von Klinotropismus, wenn die Hauptachse schiefwinklig gegen die Reizrichtung gerichtet ist[1]).

Wird also ein tropistisch reactionsfähiges Organ senkrecht zur Reizrichtung gestellt, so führt es, abgesehen von den diatropen Organen, eine Orientirungsbewegung aus. Sofern diese nach dem Lichte, nach dem Attractionscentrum der Erde, nach der concentrirteren Lösung, überhaupt nach dem Ausgangspunkte des Tropisticums gerichtet ist, liegt eine positiv tropistische [protropistische (Rothert), anatropistische (Massart)], bei der entgegengesetzten Krümmungsrichtung eine negativ tropistische [apotropistische (Darwin), katatropistische (Massart)] Bewegung vor. Zumeist versteht man unter positivem Tropismus (Anatropismus etc.), sowie unter negativem Tropismus (Apotropismus etc.) die Reactionen, welche auf eine parallelotrope Gleichgewichtslage (also positiven Parallelogeotropismus u. s. w.) hinarbeiten, jedoch werden wir zur näheren Kennzeichnung der plagiotropen Ruhelage auch die Ausdrücke positiver oder negativer Klinotropismus, Anaklinotropismus, Kataklinotropismus etc. benutzen. Ausserdem empfiehlt sich zur Charakterisirung der tropistischen Ruhelage (und damit der Bewegungsrichtung bei Ablenkung aus der Gleichgewichtslage) die Anwendung von folgenden Zeichen: ↑ positiver Parallelotropismus, ↓ negativer Parallelotropismus, → Diatropismus, |↘ positiver, |↗ negativer Klinotropismus.

---

1) Heliotropismus wurde von A. P. de Candolle (Pflanzenphysiol., übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 609), Geotropismus von Frank (Die natürliche wagerechte Richtung 1870) eingeführt. Die Bezeichnung negativer und positiver Heliotropismus wurde von Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 86), die Bezeichnung Transversalgeotropismus von Frank (l. c.) benutzt. Welche Ausdrücke fernerhin von Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 4), W. Rothert (Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 5) und Massart (Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 70) angewandt wurden, ist aus dem Text zu ersehen. — Ueber Lateralgeotropismus siehe Bd. I, p. 403.

Naturgemäss wird bei einem parallelotropen Organ eine jede Ablenkung aus der Gleichgewichtslage entweder nur eine positive oder eine negative Krümmungsbewegung veranlassen, während bei einem plagiotropen Organe, je nach der Richtung der Ausbiegung, zur Wiederherstellung der Ruhelage eine positiv oder eine negativ gerichtete Krümmungsbewegung ausgeführt wird. Im näheren kann es sich bei flächenförmigen Organen um eine Profilstellung (um Paraheliotropismus[1]) oder Flächenstellung handeln. Sofern aber zur Herstellung der Gleichgewichtslage, wie es besonders bei dorsiventralen Organen häufiger der Fall ist, eine Torsion angewandt wird, so kann man die Ausdrücke Strophismus (Czapek) oder Tortismus (Schwendener), also auch Geostrophismus, Photostrophismus etc. anwenden[2]).

Durch diese Kunstausdrücke soll die Orientirung gegenüber einer beliebigen Reizrichtung, also nicht nur gegenüber der Richtung der Schwerkraft charakterisirt werden. Da wir aber in der Natur die Lage der Pflanze und ihrer Organe zunächst nach der Lothlinie abschätzen, so pflegt man in Bezug auf diese, unbekümmert um die orientirenden Ursachen, von orthotropen (besser parallelotropen) und plagiotropen Organen zu reden[3]). In der That steht diesem Gebrauche nichts im Wege, da sich ja, wo es darauf ankommt, die orientirenden Ursachen durch geoparallelotrop, photoplagiotrop, aitiotrop, autotrop etc. näher kennzeichnen lassen.

Thatsächlich wird die natürliche Lage der Organe nicht allein durch die tropistischen Reizwirkungen bestimmt. Denn einmal kommt nicht allen Organen eine tropistische Reactionsfähigkeit zu (II, p. 546, Kap. XIII, Abschn. 2), und zudem wird häufig durch das Zusammenwirken mit anderen Factoren eine Gleichgewichtslage herbeigeführt, die von der angestrebten tropistischen Orientirung etwas oder auch sehr erheblich abweicht. Indess werden die angedeuteten Orientirungen in vielen Fällen schon allein durch die tropistischen Reizreactionen erzielt, die in Anpassung an die bestimmten Aufgaben der Organe in verschiedener Weise ausgebildet sind. Dem entspricht es z. B., dass die Hauptwurzel zumeist positiv, der Hauptspross zumeist negativ parallelogeotropisch, die Seitenwurzeln, Rhizome, Ausläufer vielfach plagiogeotropisch reagiren. Ferner pflegen geotropische, heliotropische, chemotropische oder andere tropistische Sensibilitäten nur da ausgebildet zu sein, wo sie nutzbringend sind oder sein können. Da aber die verschiedenen tropistischen Reizbarkeiten sowohl vereint, als getrennt vorkommen, so ist damit erwiesen, dass es sich, analog wie bei den menschlichen

---

1) Ch. Darwin, l. c. p. 357.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 273; Schwendener und Krabbe 1892, Gesammelte Mittheil. Bd. II, p. 302. Auch in diesem Falle handelt es sich um eine entsprechende Verwendung der Wachsthumsthätigkeit, die durch eine tropistische Reizung veranlasst wird.

3) Bei der Unterscheidung von orthotropen und plagiotropen Organen hatte Sachs (Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 227) wesentlich die Orientirung in Bezug auf die Lothlinie im Auge. Jedoch dürfte es nicht bedenklich sein, »Plagiotropismus« in dem angegebenen, allgemeinen Sinne anzuwenden. Da man aber orthotrop, im Gegensatz zu campylotrop oder skoliotrop (Czapek, Jahrb. für wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 312) benutzt, um anzuzeigen, dass ein Organ nicht gekrümmt, sondern gerade ist, so ist die Anwendung von »orthotrop« nicht gerade zweckmässig, um die »parallelotrope« Gleichgewichtslage zu kennzeichnen.

Sinnesorganen, um differente, specifische Sensibilitäten handelt (II, p. 360. Es ist desshalb verständlich, dass z. B. in dem einen Falle ein positiv geotropisches Organ auch positiv heliotropisch, in einem anderen Falle aber negativ oder plagio-heliotropisch reagirt, und dass in einem Organe die eine Sensibilität fehlen oder modificirt werden kann, ohne dass die andere oder die anderen Sensibilitäten eine Aenderung erfahren[1]).

Im allgemeinen werden, Hand in Hand mit der Differencirung und Ausgestaltung der functionell verschiedenwerthigen Organe, in zweckentsprechender Weise auch eine oder einige tropistische Sensibilitäten geschaffen (vgl. II. Kap. VII). Das geschieht nicht nur bei höheren, sondern sogar bei einzelligen Pflanzen, deren Sprosssystem oft anders reagirt, wie das Rhizoidsystem, dem unter anderm bei Phycomyces die heliotropische Empfindlichkeit abgeht, welche bei dem Sporangiumträger in ausgezeichneter Weise ausgebildet ist (II, § 112). Aber auch in den bereits differencirten (actionsfähigen) Organen tritt unter Umständen eine gewisse, oder auch eine erhebliche Modification der tropistischen Reaction ein. So haben wir (II, p. 390) gehört, dass nicht selten ein autogener Stimmungswechsel benutzt wird, um eine Veränderung der tropistischen Sensibilität und auf diesem Wege eine Modification der Orientirung eines Organes zu erzielen. Ferner kommt es vor, dass durch (diffuses) Licht, Temperatur oder andere Aussenbedingungen eine Umstimmung verursacht wird, die zur Folge hat, dass (z. B. bei gewissen Ausläufern und Rhizomen) ein bis dahin transversal geotropisches Organ in eine klinotrope oder parallelotrope Stellung übergeht und umgekehrt (I, p. 16; II, § 121, 131, 132). Dass aber auch schon durch Steigerung des Reizanstosses eine Verschiebung der Orientirung eintreten kann, beweisen z. B. der Faden von Vaucheria, der Sporangiumträger von Phycomyces, die Keimsprosse höherer Pflanzen, die bei genügender Erhöhung des Lichtreizes aus der positiv parallelotropischen in eine plagioheliotropische Lage übergehen, während sich die diatropen Blättchen von Robinia etc. bei Steigerung der einseitigen Beleuchtung aus der diatropen in die plagioheliotrope oder sogar in die parallelophototrope Gleichgewichtslage begeben (II, § 131). Reagiren nun auch nicht alle Pflanzen in so auffälliger Weise, so zeigen doch die angedeuteten und die bereits bekannten Beispiele, dass die Gleichgewichtslage, die ein Organ gegenüber einem bestimmten Tropisticum annimmt, mit den jeweiligen Umständen und Bedingungen variiren kann.

Aus dem Obigen ist zugleich zu ersehen, dass auch radiäre Organe plagiotropistisch reagiren können. Denn factisch sind Vaucheria, Phycomyces, die Seitenwurzeln erster Ordnung, gewisse Rhizome (Heleocharis, Sparganium, Scirpus etc. II, § 110) und Ausläufer (Lysimachia nummularia, Glechoma, Vinca etc. II, § 110, 131 nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch radiär, wie sich für die genannten Rhizome und Ausläufer daraus ergiebt, dass das tropistische Gleichgewicht nicht gestört wird, wenn durch Drehung um die eigene Längsachse eine andere Flanke erdwärts gewandt wird. Denn die physiologische Dorsiventralität eines tropistisch reactionsfähigen Organes ist eben dadurch charakterisirt,

1) Verschiedene Beispiele sind in den folgenden §§ zu finden. Einige Zusammenstellungen in Bezug auf Geotropismus und Heliotropismus bei **Frank**, Beiträge zur Pflanzenphysiolog. 1868, p. 89.

dass die stabile tropistische Ruhelage nur besteht, wenn eine bestimmte Flanke in bestimmter Weise gegen die Reizrichtung orientirt ist, dass also bei einem plagiotropen Organe auch eine gewisse Drehung um die eigene Längsachse Krümmungs- oder Torsionsreactionen veranlasst, die auf die Wiederherstellung der Gleichgewichtslage berechnet sind (vgl. II, p. 83). Diese wird natürlich nicht gestört, wenn man ein parallelogeotropes Organ um die Verticalachse so dreht, dass die Orientirung gegen die Lothlinie unverändert bleibt (über labile Gleichgewichtslagen vgl. II, § 125).

Da nun bei sehr vielen dorsiventralen Organen die plagiotrope Orientirung aus functionellen Rücksichten geboten oder vortheilhaft ist, so begreift man, dass sich dieselben (sofern sie reactionsfähig sind) zumeist plagiotropistisch verhalten, obgleich es der Pflanze möglich ist, auch dorsiventrale Organe mit parallelotropistischer Reactionsfähigkeit auszustatten. So ist der ausgezeichnet dorsiventrale Thallus von Marchantia zwar photoplagiotrop, aber (im Dunkeln) positiv geoparallelotrop (II, § 131) und, wie schon erwähnt wurde, nehmen gewisse Blätter im intensiven Sonnenlicht eine photoparallelotrope Lage ein[1]). Ferner werden z. B. Bodo saltans, sowie die Schwärmsporen gewisser Phaeophyceen etc. durch chemische, bezw. durch photische Reize parallelotactisch gerichtet, obgleich sie dorsiventral gebaut sind. Jedenfalls ist also zur Erzielung der plagiotropistischen Reactionsfähigkeit weder eine Composition aus differenten Zellen, noch eine morphologische oder physiologische Dorsiventralität nothwendig[2]), die allerdings aus verschiedenen, noch mitzutheilenden Gründen die plagiotrope Orientirung begünstigen oder verursachen kann.

Sofern aber neben der tropistischen noch anderweitige Bewegungsbestrebungen thätig sind, kommt natürlich stets eine resultirende Gleichgewichtslage zu Stande. So wird schon durch die mechanische Wirkung des Eigengewichts zuweilen eine überwiegende Lastkrümmung erzielt, während diese in anderen Fällen unwesentlich oder unmerklich ausfällt (II, § 129). Ferner wird durch die Realisirung der tropistischen Krümmung eine physiologische (und mechanische) Gegenreaction hervorgerufen (II, p. 365, § 119). Ausserdem muss die tropistische Reaction durch eine jede beliebige autogene oder aitiogene Krümmungsthätigkeit beeinflusst werden und so ist es möglich, dass sich z. B. aus dem antagonistischen Zusammenwirken von epinastischer und negativ geotropischer Krümmungsthätigkeit eine kataklinotrope oder sogar eine anaklinotrope Lage ergiebt. Wenn dann ein Organ zugleich photonastisch, thermonastisch oder hydronastisch etc. (II, § 96—104) reagirt, so wird wiederum durch die Veränderung der (diffusen) Beleuchtung, Wärme, Feuchtigkeit etc. die aitiogene, epinastische oder hyponastische Krümmungsthätigkeit und damit die resultirende Gleichgewichtslage modificirt. Eine solche photonastische, thermonastische etc. Reaction wird sich aber auch bei der Steigerung der einseitigen Beleuchtung u. s. w. geltend machen, da hierbei in der Regel zugleich das Ausmaass der diffusen Einwirkung des Lichts etc. verändert wird.

---

1) Einige weitere Beispiele z. B. bei Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 478; Goebel, Organographie 1898, p. 59.

2) Sachs (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 227) nahm an, dass sich alle dorsiventralen Organe plagiotrop stellen.

Aus dem Obigen ergiebt sich ohne weiteres, dass von demselben Agens, neben der tropistischen Reizwirkung, gleichzeitig eine oder einige andersartige Beeinflussungen ausgehen können. Denn abgesehen von der formalen Bedeutung von Temperatur, Licht u. s. w. (II, Kap. VI)[1], können diese Agentien unter anderm die tropistische Orientirungsbewegung und Gleichgewichtslage durch Auslösung thermonastischer, photonastischer etc. Reactionen, sowie durch die thermische, photische u. s. w. (directe und indirecte) Modification der tropistischen Reizstimmung (des tropistischen Tonus) modificiren. Auch werden durch die Schwerkraft gleichzeitig die geotropische Reaction und die mechanische Lastkrümmung verursacht, die wiederum bei Steigerung der Centrifugalkraft in einem ungleichen Verhältniss zunehmen (II, § 111).

§ 108. Fortsetzung.

Im allgemeinen wird man zunächst immer zu ermitteln haben, in wie weit die Herstellung einer Gleichgewichtslage durch die tropistische Wirkung eines Agens oder durch andere Factoren (bezw. durch eine Mitwirkung dieser) verursacht wird. Diese Zergliederung ist möglich, ohne dass uns eine tiefere Einsicht in die Reizprocesse, also auch in diejenigen Reizprocesse zur Verfügung steht, welche durch die einseitige Wirkung eines Agens veranlasst werden. Die nähere causale Aufhellung dieser tropistischen Reactionen ist somit eine Aufgabe für sich. Bei dem Studium dieser ist aber nicht zu vergessen, dass auch der einfachste tropistische Vorgang aus einer complicirten Processkette resultirt, und dass wir dem Verlauf und dem Resultat der Reaction nicht ansehen können, ob durch das Tropisticum ein oder einige Perceptionsprocesse ausgelöst oder auch Verschiebungen und Veränderungen in den sensorischen und motorischen Vorgängen veranlasst wurden (I, § 3; II, § 77). Es gilt dieses für den einzelligen Organismus ebenso, wie für einen Gewebecomplex, in dem ausserdem die differenten Zellen und Gewebe mit verschiedenen Eigenschaften und Reactionsfähigkeiten ausgestattet sein können.

Wahrscheinlich ist eine phototropische (oder geotropische u. s. w.) Reaction öfters die Resultante aus verschiedenen Reizen, die durch den einseitigen Angriff von Licht (oder Schwerkraft u. s. w.) ausgelöst werden. Jedenfalls lässt sich in gewissen Fällen nachweisen, dass durch ein Agens gleichzeitig zwei tropistische Reactionen veranlasst werden. Das ist sehr klar zu übersehen, wenn durch den tropistischen Einfluss einer Lösung gleichzeitig eine negativ osmotropische, sowie eine positiv chemotropische Reizung verursacht werden und durch den Antagonismus beider eine bestimmte Gleichgewichtslage erzielt wird. Denn da die osmotropische Reizung von jedem gelösten Körper nach Maassgabe seiner osmotischen Leistung ausgeübt wird, während die von der chemischen Qualität abhängige chemotropische Reizwirkung nur gewissen Stoffen zukommt, so ist es möglich, beide Reizwirkungen (die somit auf zwei nicht nothwendig verketteten Sensibilitäten beruhen) zu separiren und gesondert zu studiren (vgl. II, § 115, 119).

---

1) Hierher gehören auch die Modificationen der Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit, die durch den Wechsel der Bedingungen veranlasst werden. (Vgl. Bd. II, p. 80.)

Uebrigens werden auch bei einem Organe, das zugleich phototropisch und thermotropisch empfindlich ist, die von einer Lichtquelle ausgehenden Strahlen zwei verschiedene Auslösungen bewirken. Zudem ist es nicht ausgeschlossen, dass z. B. die rothen und blauen Strahlen zwei besondere tropistische Processe auslösen, aus deren Zusammenwirken sich der tropistische Effect des gemischten Lichtes ergiebt (II, § 113).

Ferner liegen zwei besondere Reizwirkungen vor, wenn bei einem tropistisch reagirenden Objecte durch den einseitigen Angriff des Lichtes (oder der Schwerkraft u. s. w.) zugleich eine Dorsiventralität inducirt wird (II, § 43), was dann des weiteren zur Folge haben kann, dass sich das Organ in bestimmter (dorsiventraler) Weise plagiotrop gegen das Tropisticum orientirt. Eine solche Doppelwirkung tritt uns bei dem Thallus von Marchantia entgegen, bei dem durch die einseitige Beleuchtung eine stabile Dorsiventralität inducirt wird, und der in Folge dessen (dorsiventral) plagioheliotropisch reagirt (II, § 131). Jedoch auch bei dem Prothallium der Farne lassen sich die photogene Induction der labilen Dorsiventralität und die tropistische Orientirungswirkung des Lichtes sehr gut als zwei besondere Reizwirkungen erkennen (II, § 131). Ist aber mit der Dorsiventralität Epinastie oder Hyponastie verknüpft, so ist zugleich ein Bewegungsstreben geschaffen, das bei der stabilen Induction dauernd bleibt, bei der labilen Induction mit dieser veränderlich ist. Auch ist zu beachten, dass durch die Existenz einer (stabilen oder labilen) Dorsiventralität tropistische, photonastische etc. oder andersartige Reactionsfähigkeiten geschaffen oder modificirt werden können.

Aber auch ohne die Induction einer anatomischen oder morphologischen Dorsiventralität mögen durch ein Agens häufiger zwei verschiedene tropistische Reactionen ausgelöst werden. Das geschieht in den plagiotropen (radiären) Zweigen von Holzpflanzen, in welchen durch die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft in der zenithwärts gewandten Hälfte ein epitropistisches, in der Unterseite ein hypotropistisches Krümmungsbestreben erweckt zu werden scheint[1]. Da dieses letztere schneller inducirt wird, aber auch schneller ausklingt, als die Reaction der Oberseite, so ist es möglich, die Existenz dieser antagonistischen Krümmungsbestrebungen nachzuweisen, was nicht angehen würde, wenn die Induction und die Nachwirkung bei beiden völlig gleich verliefen.

Sofern die beiden antagonistischen Auslösungen sich compensiren, wird natürlich keine Krümmung eintreten, die somit auch unterbleibt, wenn die beiden Krümmungsbestrebungen bei einer Veränderung der Angriffsrichtung des

1) Näheres II, § 131. Da beide Reactionen durch den Schwerkraftreiz veranlasst werden, so sind sie nach unserer Begriffsbestimmung jedenfalls als geotropische Krümmungsreactionen anzusprechen, gleichviel wie sie zu Stande kommen, und ob sie direct oder indirect ausgelöst werden. Die obige Auffassung würde also auch dann gerechtfertigt sein, wenn die epitropische Krümmung erst durch die Induction der hypotropischen Krümmungsbestrebung, oder als Gegenreaction gegen diese ausgelöst würde. Aus der specifischen Differenz von Inductions- und Reactionszeit, die sich auch bei allen tropistischen Reizen findet, ist wohl ein Argument für die Existenz zweier besonderer Reizwirkungen, aber keines gegen die geotropistische Qualität beider zu entnehmen. An früherer Stelle (II, § 76) ist schon dargethan, dass wir bei jeder tropistischen Reaction auch von Epinastie und Hyponastie reden können, wenn wir diese Ausdrücke nicht speciell für diejenigen Krümmungsreactionen reserviren wollen, welche durch diffuse Einflüsse verursacht werden.

Tropisticums in demselben Verhältniss zunehmen oder abnehmen. Das muss aber bei denjenigen Zweigen von Holzpflanzen der Fall sein, die trotz der Existenz von zwei antagonistischen geotropischen Auslösungen keine Krümmungsreaction ausführen, wenn ihre Lage gegen die Lothlinie verändert wird, die vielmehr in der ihnen aufgedrängten Richtung geradlinig fortwachsen (II, § 131). Denn eine relative Verschiebung der beiden antagonistischen Auslösungen müsste nothwendigerweise eine Krümmungsthätigkeit verursachen, die so lange dauerte, bis wiederum diejenige Lage gegen das Loth gewonnen wäre, in der sich die beiden antagonistischen (geotropischen) Actionen das Gleichgewicht hielten. Unter solchen Bedingungen wird also ein Organ immer in eine bestimmte Gleichgewichtslage geführt, gleichviel ob es sich um den Antagonismus von Bewegungsbestrebungen handelt, die durch ein oder zwei tropistische Agentien oder auf andere Weise hervorgerufen werden[1]). Auch bei dem schon (II, p. 552) erwähnten Zusammenwirken von osmotropischer und chemotropischer Reizung wird die Gleichgewichtslage in einer bestimmten Region der Diffusionszone erreicht, weil mit Steigerung der Concentration die negativ osmotropische Reizwirkung schneller zunimmt, als die positiv chemotropische. Ein analoges Verhältniss mag oft die Ursache sein, dass, wie es häufig zutrifft, die tropistische Gleichgewichtslage durch die Steigerung der Reizintensität verschoben wird (II, § 126).

Wir haben indess keinen Grund anzunehmen, dass die tropistische oder auch nur die plagiotropistische Gleichgewichtslage (ebenso die Veränderungen der Orientirung) stets aus dem Antagonismus von zwei (oder einigen) tropistischen Bewegungsbestrebungen resultiren, die durch das wirksame Tropisticum real ausgelöst werden. Denn offenbar kann doch bei dem Organismus, ebensogut wie bei einem Mechanismus, auch durch eine einzelne (directe) Auslösung eine bestimmte Gleichgewichtslage erzielt und modificirt werden. Das geschieht z. B. ebenfalls, wenn an einer entsprechend construirten Maschine durch weitere Drehung des auslösenden Hebels, also durch die Steigerung der auslösenden Wirkung, erzielt wird, dass an Stelle der bisherigen Vorwärtsbewegung eine Rückwärtsbewegung tritt. Auch zwingt die Thatsache, dass der Mensch durch Steigerung der Lichtintensität zu einer Wendung veranlasst wird, nicht zu der Annahme, dass durch die einseitige Beleuchtung in dem Menschen stets zwei antagonistische (reale) Bewegungsbestrebungen hervorgerufen werden.

Gleichviel ob zwei antagonistische Auslösungen im Spiele sind oder nicht, so ist doch immer eine (autogene oder aitiogene) Veränderung der Reizbarkeit nothwendig, wenn bei Constanz des Reizanstosses eine Veränderung der tropistischen Gleichgewichtslage eintreten soll. Uebrigens ergiebt sich aus der Erfahrung, dass in den Zellen gleicher Abstammung (je nach der besonderen Anpassung) bald diese, bald jene Reizbarkeit ausgebildet wird, dass auch die tropistischen Sensibilitäten nur potentiell vorhanden sind, dass also der Protoplast die Fähigkeit besitzt, durch bestimmte innere Constellationen eine jede einzelne Sensibilität zu schaffen und auch wieder zu beseitigen (II, Kap. VII, § 77, 125). Wie das möglich ist und erreicht wird, vermögen wir bei unserer mangelhaften Einsicht in den Bau und das Getriebe des Protoplasten nicht zu sagen. Auch ist an

---

1) Wir sehen hier und in Folgendem von den Wirkungen ab, die auf autogener Krümmungsthätigkeit und auf der Gegenreaction gegen die Krümmung etc. beruhen.

anderer Stelle (II, p. 361) schon auseinandergesetzt, dass und warum bei dem Zusammengreifen von zwei Reizungen — mögen diese durch einen oder zwei Reizanstösse ausgelöst werden — die Resultante nicht nach den Erfolgen bemessen werden kann, welche die Einzelreizungen hervorrufen. Insbesondere wurde auch hervorgehoben, dass zwei getrennte Perceptionen schon im Verlaufe der sensorischen Processe derart verschmelzen können, dass auf den motorischen Apparat nur ein einheitlicher Impuls ausgeübt wird. Auf diese Weise ist aber der unnütze Energieaufwand vermeidbar, der unvermeidlich wäre, wenn durch zwei Reize in vollem Maasse zwei antagonistische Bewegungsbestrebungen in Action gesetzt würden. Wenn sich also empirisch nachweisen lässt, dass durch einen tropistischen Reizanstoss nur ein Krümmungsstreben veranlasst wird, so ist desshalb doch möglich, dass zwei oder einige antagonistische Reizungen percipirt werden, die vor der Auslösung der motorischen Thätigkeit zu einem einheitlichen sensorischen Processe verschmelzen. Aber es ist auch möglich, dass, wie wir das bei physiologisch dorsiventralen Ranken kennen lernten (II, § 88), ein einseitiger Angriff zwar keine wahrnehmbare Bewegungsreaction erzielt, aber dennoch die tropistische Wirkung eines anderen oder auch eines qualitativ gleichen Reizes aufhebt.

Da sogar den habituell übereinstimmenden heliotropischen (ebenso den geotropischen etc.) Bewegungen ganz verschiedenartige Reizprocesse zu Grunde liegen können, so ist es umsomehr geboten, und auch durchaus zweckentsprechend, »Heliotropismus« etc. in dem schon II, p. 547 angegebenen Sinne als Gruppenbezeichnung für alle Bewegungsreactionen anzuwenden, die, gleichviel in welcher Weise, durch die einseitige (tropistische) Reizwirkung eines bestimmten Agens hervorgerufen werden. Dabei ist es also einerlei, ob im näheren durch die bestimmte Qualität des Reizanstosses in demselben Organe gleichzeitig ein oder einige Auslösungen bewirkt werden. Dagegen haben wir sachgemäss, ebenso wie bei dem Zusammenwirken von zwei Agentien, zwei besondere tropistische Reizungen dann zu unterscheiden, wenn dasselbe Agens durch zwei besondere Qualitäten gleichzeitig zwei verschiedene Auslösungen (z. B. eine chemotropische und eine osmotropische) verursacht. Andererseits gehört eine Orientirungsreaction zur Kennzeichnung des Tropismus, und ein nicht reagirendes Organ ist desshalb in jedem Falle als nicht heliotropisch, geotropisch etc. zu bezeichnen. Naturgemäss muss aber im näheren ermittelt werden, ob dieser tropistische Indifferentismus durch den Mangel einer Perception, durch eine Unterbrechung in der sensorischen Kette, durch die Auslösung von zwei sich in irgend einer Weise compensirenden antagonistischen Reizen, durch den Mangel der Actionsfähigkeit oder durch irgend eine andere Modalität bedingt ist.

§ 109. Fortsetzung.

Auch wenn über die maassgebenden Principien Klarheit herrscht, ist es in einem concreten Falle oft schwierig zu entscheiden, ob z. B. zur Herstellung der gegebenen plagiotropen Lage eine tropistische Reizwirkung ausreicht, oder ob die Mitwirkung anderer Factoren nothwendig ist. Da man aber öfters incorrecten Interpretationen begegnet, dürfte es zweckmässig sein (im Anschluss

an II, p. 551), an einigen einfacheren Beispielen kurz das Zusammenwirken einer tropistischen und einer anderweitigen Krümmungsthätigkeit zu erläutern.

Da man den Parallelohelіotropismus und Parallelogeotropismus eines Organes einzeln ermitteln kann, so ist es leicht festzustellen, dass die plagiotrope Lage eines Sprosses, welche sich ergiebt, wenn das Licht senkrecht gegen die Lothlinie gerichtet ist, aus dem Zusammenwirken von negativem Parallelogeotropismus und positivem Parallelophototropismus resultirt. Kommt aber z. B. die Plagiotropie eines Sprosses durch das Zusammenwirken von negativem Geotropismus und autogener Epinastie (II, § 79—82; § 119) zu Stande, so ist in dieser autogenen Campylotropie eine Krümmungsthätigkeit gegeben, die sich nicht ausschalten lässt, und der Spross wird also, bei alleiniger Einwirkung des Schwerkraftreizes, nicht die angestrebte parallelogeotrope Richtung gewinnen. Bei Eliminirung des Schwerkraftreizes am Klinostaten (II, § 111) schreitet aber die epinastische Krümmungsthätigkeit so lange fort, bis die autogene campylotrope Ruhelage erreicht ist[1]. Lässt man nun wiederum den Schwerkraftreiz in der üblichen Richtung einwirken, so wird die campylotrope Krümmung durch die negativ geotropische Reaction vermindert. Durch diese wird aber bei inverser Aufstellung des Sprosses die bestehende (autogene) Krümmung unterstützt, und endlich wird der sich geotropisch aufkrümmende Spross durch die verticale Lage wiederum in die resultirende plagiotrope Stellung geführt.

Die plagiotrope Lage kann sich aber ebensogut aus dem Zusammenwirken von autogener Epinastie und Plagiogeotropismus ergeben, wie es thatsächlich bei vielen Laubblättern der Fall ist, die durch das oft ansehnliche Zurückkrümmen am Klinostaten anzeigen, dass sie autogen campylotrop sind, und dass bei der Herstellung der normalen Orientirung die Reizwirkung der Schwerkraft betheiligt ist. Nach der Wiederherstellung des Schwerkraftreizes wird das Blatt durch eine Hebung wiederum in die normale plagiotrope Lage gebracht. Da diese aber auch dann erreicht wird, wenn man das Blatt vertical aufwärts, d. h. so richtet, dass es sich zur Herstellung der plagiotropen Lage senken, also im Sinne der epinastischen Krümmung über die autogene campylotrope Gleichgewichtslage hinaus bewegen muss, so resultirt die normale Gleichgewichtslage nicht aus negativem Parallelogeotropismus und Epinastie, sondern aus dieser und dem Klinogeotropismus.

Dass die Plagiotropie auch ohne den Antagonismus der epinastischen Bewegung zu Stande kommt, ergiebt sich aber daraus, dass das Blatt die plagiotrope Stellung auch dann gewinnt, wenn es durch die Lage des Stengels gezwungen ist, sich weit über die epinastische Gleichgewichtslage hinaus einzukrümmen. Demgemäss ist in diesem Falle die Epinastie für die Herstellung der Plagiotropie

---

1) Ein analoges Resultat erhält man, wenn man einen wachsthumsthätigen Stengel durch einen medianen Längsschnitt partiell spaltet (vgl. II, p. 68). Denn in den sich auswärts krümmenden Theilhälften sind ebenfalls Gebilde gegeben, denen nun eine autogene Epinastie zukommt. Stellt man ein Organ in Flankenstellung, d. h. so auf, dass die epinastische Krümmungsebene horizontal gerichtet ist, so wird in Folge der Eliminirung der geotropischen Gegenwirkung ebenfalls eine epinastische Krümmungsthätigkeit beginnen. Da aber zugleich die geotropische Reizung eine senkrecht zu dieser epinastischen Krümmungsebene gerichtete Bewegung hervorruft, so wird im allgemeinen eine schief ansteigende Bewegung zu Stande kommen.

nicht nothwendig, sondern nur ein mitwirkender Factor, der zuweilen derart zurücktritt, dass er die angestrebte plagiogeotrope Lage nur wenig alterirt. Ebenso können Photonastie oder andere Bewegungsbestrebungen, sofern solche durch die Aussenbedingungen ausgelöst werden, bei der Orientirung keine entscheidende Rolle spielen, wenn sich das Blatt stets in bestimmter Weise gegen die Richtung der Schwerkraft einstellt, gleichviel, ob es zu diesem Zwecke die supponirte Photonastie u. s. w. zu überwinden hat oder nicht. Aus der Erfahrung, dass das Blatt in der Gleichgewichtslage einen bestimmten Winkel mit der Reizrichtung, aber einen beliebigen Winkel mit dem tragenden Stengel bildet, ist ferner zu ersehen, dass von diesem keine entscheidende orientirende Wirkung ausgeht[1]).

Die Ansicht von de Vries (II, p. 560), dass die tropistische Reizung immer eine parallelotrope Reaction hervorrufe und dass demgemäss die plagiotrope Lage stets aus der Combination mit andersartigen Bewegungsbestrebungen resultire, ist in keiner Weise gerechtfertigt, und steht mit den schon mitgetheilten und angedeuteten empirischen Erfahrungen im Widerspruch. Es ist auch schlechterdings nicht einzusehen, warum die motorische Thätigkeit durch die tropistische Reizwirkung eines Agens nicht so dirigirt werden soll, dass eine plagiotrope Gleichgewichtslage zu Stande kommt[2]). Dass eine solche auch bei radiären, sowie bei vielzelligen und einzelligen Organen vorkommt, wurde bereits (II, p. 550) erwähnt.

Jedoch ist einleuchtend, dass die Art und Weise, wie gleichartige oder ungleichartige Zellen oder Gewebe zusammengefügt sind, in verschiedener Weise Bedeutung haben kann. So wird z. B. durch die symmetrische Gruppirung der Gewebe die autogene (epinastische) Krümmung vermieden, die nach der Längsspaltung eines Sprosses eintritt, und eine plagiotrope Orientirung der parallelogeotropen Längshälften verursacht (II, p. 556 Anm.). Wie in diesem Falle wird aber auch durch die Vereinigung von zwei Blättern (die man mit den Oberseiten aneinander legt) ein symmetrisches Gebilde erhalten, das (unter Umständen) geoparallelotropisch reagirt, weil sich nur in dieser Lage die entgegengesetzt gerichteten plagiogeotropen Krümmungsbestrebungen der beiden Blätter im Gleichgewicht befinden.

Bei dorsiventralen Organen stellen sich schon desshalb Verwickelungen ein, weil die physiologische Dorsiventralität häufig photonastische, thermonastische u. s. w.

---

1) Näheres siehe II, § 132, wo auch gezeigt wird, dass viele Blätter ebenfalls plagiophototrop reagiren, dass ferner das Eigengewicht zumeist keine entscheidende Rolle bei der Orientirung spielt. — Aus dem Mitgetheilten ist auch zu entnehmen, wie man unter Umständen empirisch entscheiden kann, ob ein Organ schon allein durch einen tropistischen Reiz in eine plagiotrope Lage gebracht wird. Auch ist einleuchtend, dass man, wenn es nöthig ist, durch eine entsprechende Aufstellung erzielen kann, dass die tropistische Gleichgewichtslage durch eine sehr geringe Einkrümmung erreicht wird, dass also die Gegenreactionen und die mechanischen Hemmungen, welche sich aus der Einkrümmung ergeben, eliminirt werden können. — Ueber Eigenrichtungen siehe II, § 119.

2) Falls durch intensive Beleuchtung der allein empfindlichen Spitze des Cotyledons von Paniceenkeimlingen eine plagiophototrope Lage erzielt wird, so kann es sich nur um eine directive Wirkung handeln, die von dem percipirenden Organ auf das reagirende Hypocotyl ausgeübt wird (vgl. II, § 120).

Reactionen mit sich bringt, die bei radiären Organen seltner in Frage kommen[1]). Es muss aber z. B. schon Einfluss auf den Ausfall der tropistischen Reaction haben, wenn etwa der Oberseite bezw. der Unterseite eines Organes eine geringere Actionsfähigkeit oder eine geringere oder andersartige Sensibilität zukommt. So hat die physiologische Dorsiventralität bei gewissen Ranken zur Folge, dass eine Krümmung nur erfolgt, wenn der Contactreiz gegen die sensible Flanke gerichtet ist (II, § 88). Ferner wird sich z. B. ein Stengel nicht parallel zur Lichtrichtung stellen, wenn eine Flanke eine schwächere heliotropische Sensibilität besitzt und dadurch (ebenso wie bei inäqualer Beleuchtung) in geringerem Grade gereizt wird, wie die antagonistische Hälfte des Sprosses. Da nun eine solche inäquale heliotropische Reizwirkung auch durch das Ueberstreichen einer Flanke mit Tusche erzielt werden kann, so ist (ceteris paribus) eine plagiotrope Orientirung auch dann zu erwarten, wenn durch die Bauverhältnisse eine einseitige Dämpfung des Lichteintrittes verursacht wird. Unter diesen Umständen wird also auch im diffusen Licht eine Reizkrümmung erfolgen, die man demgemäss als eine photonastische Reaction ansprechen muss, obgleich sie im näheren durch die inäquale phototropistische Reizung hervorgerufen wird (II, p. 357). Bei der Beurtheilung dieser und ähnlicher Verhältnisse ist allerdings Vorsicht geboten, wie z. B. die dorsiventralen Ranken zeigen, deren Rückenseite zwar nicht befähigt ist, eine Reizkrümmung auszulösen, aber dennoch eine thigmotropische Sensibilität besitzt, welche bewirkt, dass bei der gleichzeitigen Berührung der Bauchseite keine Reizkrümmung ausgelöst wird (II, § 88).

Eine inäquale Vertheilung der Sensibilität ergiebt sich auch daraus, dass sich ein dorsiventrales Organ nur bei einer bestimmten Orientirung in der plagiotropen Gleichgewichtslage befindet (II, p. 550). Aus der Thatsache, dass demgemäss bei einer jeden anderen Angriffsweise des Tropisticums eine Orientirungsbewegung ausgelöst wird, ist aber nicht des näheren zu ersehen, in wie weit etwa die Sensibilität der Spitze, der Basis und der Flanke einer phototropischen Schwärmzelle oder der Bauch- und Rückenseite eines dorsiventralen plagioheliotropischen Blattes etc. quantitative oder vielleicht auch qualitative Differenzen bieten[2]). Da die Orientirungsreactionen allgemein die Folge irgend einer Störung des Gleichgewichtszustandes sind, so kann man etwas Bestimmtes über die Vertheilung der Sensibilität auch daraus nicht entnehmen, dass ein plagiophototropes Blatt durch eine bestimmte Veränderung der Angriffsrichtung des Lichtes veranlasst werden kann, sich entweder durch eine positiv oder negativ gerichtete Krümmungsbewegung in die Gleichgewichtslage zurückzubegeben (II, p. 549), während bei der Beleuchtung der Unterseite immer eine nach der Lichtquelle hinzielende, also eine positiv gerichtete Bewegung ausgelöst wird. Wenn man desshalb unter diesen Umständen, in dem früher (II, p. 548) gekennzeichneten Sinne, von einer positiven Bewegungsrichtung reden will, so darf man nicht vergessen, dass die Bewegungsreaction auf die Herstellung der

---

1) Durch eine Krümmungsreaction bei Aenderung der diffusen Beleuchtung etc. wird eine physiologische Dorsiventralität angezeigt, die natürlich nicht anatomisch oder morphologisch bemerkbar sein muss. Andererseits ist mit einer morphologischen Dorsiventralität nicht nothwendig ein photonastisches etc. Reactionsvermögen verknüpft. Vergl. II, p. 83, 356, 476, 550.

2) Ueber labile Gleichgewichtslagen siehe II, § 125.

normalen plagiophototropen Lage berechnet ist, und desshalb so lange andauert, bis diese Orientirung erreicht ist.

Aller Voraussicht nach wird wohl die Vertheilung der Sensibilität und der Actionsfähigkeit etc. in verschiedener Weise und Combination zur Erzielung ähnlicher und differenter Enderfolge benutzt werden. Ein tiefere Einsicht in diese Verhältnisse ist indess erst mit einer besseren Kenntniss der Reizbedingungen und Reizprocesse zu erwarten.

Dass sich ferner die Verhältnisse durch die Modification der tropistischen Reizbarkeit, sowie durch das Eingreifen anderer Bewegungsbestrebungen sehr complicirt und schwer controlirbar gestalten können, ist aus den vorausgegangenen Erörterungen zur Genüge zu ersehen. An anderer Stelle (II, p. 512, vgl. auch II, § 122) ist auch darauf hingewiesen, dass man die Veränderung der Gleichgewichtslage, die bei Constanz des Schwerkraftreizes durch den Wechsel der diffusen Beleuchtung (oder der Temperatur etc.) veranlasst wird (je nachdem man die Schwerkraft oder das Licht in den Vördergrund stellt), als eine Folge der photogenen Modification der geotropischen Reizstimmung oder, mit gleichem Rechte, als eine photonastische Reaction ansehen kann, die durch die geogene Induction einer labilen Dorsiventralität ermöglicht wird.

Unserer Aufgabe gemäss haben wir aber zunächst an einfachere und durchsichtigere Fälle anzuknüpfen, um einmal an Beispielen darzulegen, welche Arten von Tropismen vorkommen und im Dienste des Organismus nutzbar gemacht werden, und um ferner darzuthun, was über das Wesen und die Ausführung der tropistischen Reizprocesse und Reactionen bekannt ist. Zum Schlusse Abschn. V) soll dann an einigen Beispielen gezeigt werden, wie in der Natur gewisse Tropismen und Combinationen zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke nutzbar gemacht werden. Wir setzen dabei naturgemäss die mit bestimmter Reactionsfähigkeit ausgestatteten Organe als gegeben voraus, gehen also nicht auf die inneren und äusseren Bedingungen ein, durch welche die Entstehung und Ausbildung der bestimmt reagirenden Organe veranlasst und modificirt wird (vgl. Bd. II, Kap. VI u. VII u. II, p. 368).

Historisches. Nachdem von Bonnet[1]) zahlreiche Thatsachen über Orientirungsbewegungen mitgetheilt und durch Knight, de Candolle u. s. w. die geotropischen und heliotropischen Reizbedingungen etwas näher präcisirt worden waren, wurde durch Dutrochet[2]) allgemein betont, dass Licht und Schwerkraft nur die veranlassende Ursache sind, also auslösend wirken. Dieser Forscher hat auch klar hervorgehoben, dass die Orientirung, in welcher die Organe in der Natur gefunden werden, durch das verschiedenartige Zusammenwirken von Geotropismus, Heliotropismus, Eigengewicht, Eigenrichtung u. s. w. zu Stande kommen. Wie fernerhin die Kenntniss der einzelnen Orientirungsreactionen, sowie das Zusammenwirken dieser unter sich und mit anderen Factoren u. s. w., durch Hofmeister, Frank, Sachs, de Vries, Ch. und Fr. Darwin, Pfeffer, Wiesner, Krabbe, Vöchting u. A. gefördert und erweitert wurde, ist aus der näheren Behandlung des Gegenstandes in Folgendem zu ersehen. Aus

---

1) C. Bonnet, Untersuch. üb. d. Nutzen d. Blätter 1762.

2) Dutrochet, Recherch. anatomiq. et physiolog. 1824, p. 92. — Vgl. diesen Bd. II, p. 368, wo auch mitgetheilt ist, dass Dutrochet in späterer Zeit z. Th. zu irrigen Auffassungen hinneigte.

Kapitel XIII und XIV ergiebt sich auch, dass unsere Einsicht in diese Reizvorgänge durch das Studium der tropistischen Reizreactionen der freibeweglichen Organismen sehr gefördert wurde.

Nach Dutrochet wurde eine umfassende Untersuchung über die Ursachen, durch welche die verschiedenartige Orientierung der Pflanze und ihrer Organe bedingt ist, von Frank[1]) angestellt. Wenn wir sachgemäss von einzelnen Irrthümern und den (übrigens separirt gehaltenen) unbefriedigenden, theoretischen Betrachtungen (Annahme einer Polarität der Zellhaut) absehen, so steht diese Arbeit in den allgemeinen Grundzügen auf demselben Boden, von dem wir auch heute ausgehen. Das gilt auch in Bezug auf die Annahme des transversalen (plagiotropen) Heliotropismus und Geotropismus, deren Berechtigung derzeit nicht mehr zweifelhaft sein kann[2]). Es war also ein Irrthum, als de Vries[3]), unter der unerwiesenen Voraussetzung, dass die einseitige Einwirkung von Licht und Schwerkraft nur eine parallelotrope Orientirung bewirke, zu erweisen suchte, dass die plagiotrope Lage stets durch das Zusammenwirken von Parallelotropismus mit einer anders gerichteten Bewegungsbestrebung herbeigeführt werde. Von dieser Ansicht ging auch Sachs[4]) in einer Studie aus, in der wichtige Erörterungen über die plagiotrope Orientirung, besonders der dorsiventralen Organe, enthalten sind. Insbesondere wurde in dieser Arbeit auch hervorgehoben, dass

1) A. B. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870; Botan. Zeit. 1873, p. 17.

2) Für die Existenz von Transversalheliotropismus haben sich fernerhin zunächst Ch. Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 374) und Fr. Darwin (Linnean Society Journal 1881, Bd. 18, p. 420) ausgesprochen, und auch von mir (Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl. 1881, Bd, 2, p. 291) wurde betont, dass die empirischen Erfahrungen die Annahme von Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus fordern. Die Arbeiten von Vöchting (Bot. Ztg. 1888, p. 200); Krabbe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 211); Schwendener und Krabbe (1892, Gesammelte Abhandlg. Bd. II, p. 255 u. s. w.) (vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 271) haben dann weitere Beweise dafür erbracht, dass schon allein durch die tropistische Reizwirkung von Licht oder Schwerkraft eine plagiotrope Orientirung verursacht werden kann. — In der ersten Auflage der Physiologie Bd. 2. p. 287, 290, 300 u. s. w. ist auch »Photonastie« etc. in dem gleichen Sinne wie in dieser Auflage (vgl. II, p. 356) aufgefasst und von den tropistischen Reactionen unterschieden. Späterhin sind freilich diese differenten Krümmungsreactionen von verschiedenen Forschern nicht genügend auseinander gehalten worden.

3) H. de Vries, Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 223. — Hierher gehört auch die Ansicht von Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II. p. 50), nach der die fixe Lichtlage der Blätter aus dem Antagonismus von negativem Geotropismus und negativem Heliotropismus der Oberseite zu Stande kommen soll. Vgl. diesen Bd. II, § 131, 132.

4) J. Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts zu Würzburg 1879, Bd. 2, p. 226. — Es ist natürlich nichts damit gewonnen, wenn man den Parallelotropismus dadurch zu retten sucht, dass man sich z. B. den Thallus von Marchantia durch senkrecht zur Fläche geführte Schnitte in cylindrische Elemente zerlegt denkt, die parallel zur Lichtrichtung stehen (Sachs, l. c. p. 254). Eine nähere Discussion dieser Vorstellung macht schon die Thatsache unnöthig, dass sich auch einzellige Organe verschieden orientiren, und dass in gewissen Fällen (vgl. II, § 112, 124) durch die Intensität eines Reizes eine parallelotrope Reaction in eine plagiotrope übergeführt wird. Es ist aber selbstverständlich möglich, durch das Zusammenfügen von paralleloheliotropen Zellen ein flächenförmiges Gebilde aufzubauen, dessen Fläche senkrecht gegen die Lichtreizung zu stehen kommt. — Ueber die irrige Annahme, dass der Plagiogeotropismus der Seitenwurzeln durch eine unzureichende parallelogeotropische Reizwirkung bedingt sei, vgl. II, § 122.

durch dasselbe Agens gleichzeitig verschiedenartige Krümmungsbestrebungen verursacht werden können.

Uebrigens ist es nicht richtig, dass sich, wie Sachs (l. c.) annimmt, ein tropistisch reagirendes, dorsiventrales Organ stets plagiotrop orientirt (vgl. II, p. 551). Ebenso ist es nicht zutreffend, dass durch die Vereinigung von plagiotropen Objecten zu einem radiären oder bilateralen Gebilde eine parallelotropistische Reactionsfähigkeit gewonnen werden muss. Denn die klinotrope Orientirung wird u. a. nicht modificirt, wenn man plagiotrope einzellige oder vielzellige Organe symmetrisch zu einem einheitlichen Ganzen verkettet. Auch erhält man z. B. bei der medianen Längsspaltung eines diatropen Rhizomes (II, p. 550) zwei dorsiventrale, klinotrope Gebilde, deren Vereinigung also ein plagiotropes Organ liefert. Natürlich wird die Realisierung einer Krümmung immer aufgehoben, wenn zwei Gebilde mit gleichem Krümmungsbestreben (gleichviel wie dieses verursacht wird) in antagonistischer Weise verkettet werden. Es ist auch schon (II, p. 557) darauf hingewiesen, dass durch die Vereinigung von zwei plagiogeotropen Blättern unter gewissen Voraussetzungen ein parallelogeotropes Organ entstehen kann. Ein solches Resultat ist ebenso zu erwarten, wenn z. B. der plagiotrope Thallus von Marchantia, Peltigera u. s. w. durch Zusammenwickeln zu einem cylindrischen, radiären Gebilde geformt wird. In wie weit von der Pflanze eine derartige Formirung von radiären Gebilden angewandt wird, um ohne Veränderung der plagiotropistischen Reactionsfähigkeit eine parallelotrope Orientirung zu erzielen, muss dahin gestellt bleiben. Denn dasselbe Resultat kann, und zwar auch bei dorsiventralen Organen, durch die (autogene oder aitiogene) Modification der tropistischen Reactionsfähigkeit erreicht werden. Eine solche Umstimmung dürfte nach Noll[1]) in der That mitwirken, um die parallelotropische Reaction des Apotheciumträgers von Peltigera u. s. w. herzustellen, da die Erhebung des den Apotheciumträger bildenden Thalluslappens beginnt, bevor sich derselbe zu einem Cylinder zusammengewickelt hat. Auch reagiren nach Noll nicht alle Blätter parallelotrop, während sie in der Knospenlage zu einem Cylinder zusammengewickelt sind, führen aber mit dem Fortschreiten der Entwickelung eine plagiotropistische Orientirungsbewegung auch dann aus, wenn die Blätter durch Umwickeln mit einem Faden gezwungen sind, zusammengerollt in der Knospenlage zu verharren.

Abschnitt II.

Uebersicht über das Vorkommen der verschiedenen Tropismen.

§ 110. Geotropismus.

Bekanntlich ist die Ausbildung der geotropischen und phototropischen Sensibilität in ausgedehnter Weise nutzbar gemacht, um die Pflanze und ihre Organe in die zweckentsprechende Lage zu bringen. In der That ist die continuirlich in der Lothrichtung wirksame Schwerkraft vortrefflich geeignet, um, insbesondere bei den festgewurzelten Landpflanzen, die allgemeinste

1) Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 478.

Orientirung herbeizuführen, also zu veranlassen, dass die verschiedenwerthigen Organe vermöge ihrer specifischen Sensibilität in den Boden oder in die Luft, d. h. in das ihren functionellen Aufgaben entsprechende Medium gelangen. Je nach der Receptionsfähigkeit der Pflanze und den obwaltenden Verhältnissen wirken bei der näheren Orientirung andere tropistische Reize mit, unter denen bei den aus dem Boden hervortretenden Organen die heliotropischen Auslösungen eine besonders hervorragende Rolle spielen. Es ist auch durchaus zweckentsprechend, dass bei letzteren die heliotropische Reizwirkung häufig derart überwiegt, dass diejenigen Organe, welche auf die Ausnutzung des Lichtes angewiesen sind, im allgemeinen die günstige (phototropische) Lichtlage auch dann gewinnen, wenn zu diesem Zwecke die geotropischen Bestrebungen überwunden werden müssen [1]).

Es ist aber begreiflich, dass in anderen Fällen die phototropische Reaction zur Herbeiführung von Bewegungen dient, die nicht gerade auf die Ausnutzung des reizenden Agens, des Lichts, berechnet sind. Das ist z. B. der Fall bei Luftwurzeln, Ranken u. s. w., die durch ihren negativen Heliotropismus gegen die Stütze gelenkt werden, sowie bei den Sporangienträgern verschiedener Pilze, die ausgezeichnet positiv phototropisch reagiren.

Dass es aber Organe giebt, die nicht oder doch nicht erheblich geotropisch oder heliotropisch reagiren, beweisen unter anderm Seitenwurzeln höherer Ordnung, Dornen, Haare, ferner das Stämmchen der Mistel, die nach allen Raumrichtungen orientirt sind, die also durch die bestimmt gerichtete Reizwirkung der Schwerkraft und des Lichtes nicht aus derjenigen Lage abgelenkt werden, welche sie aus anderen Ursachen einnehmen. Auch würde z. B. die geotropische Reaction für ein Pilzmycelium, welches das auszubeutende Substrat nach allen Richtungen durchwandern soll, unter Umständen sogar nachtheilig werden können.

Nach diesen Vorbemerkungen sollen nun einige Beispiele für die geotropische und fernerhin für die heliotropische Sensibilität mitgetheilt werden, ohne dass an dieser Stelle das häufige Zusammenwirken dieser Reactionen näher berücksichtigt wird (vgl. II, p. 556; § 131, 132).

Da die lothrechte Stellung der Hauptachsen im allgemeinen durch die geotropische Sensibilität bedingt ist, so wird nach dem Umlegen oder Umkehren der Pflanze auch im Dunkeln (in den actionsfähigen Theilen II, § 128) in der Wurzel eine positiv, in dem Spross eine negativ geotropische Krümmungsbewegung ausgelöst, durch welche diese Organe wieder in die parallelotrope Gleichgewichtslage zurückgeführt werden (Fig. 63).

Ferner ist z. B. die anaplagiotrope Gleichgewichtslage der Seitenwurzeln 1. Ordnung durch den specifischen Geotropismus bedingt, da diese Organe immer zu demselben Grenzwinkel (derselben Lage gegen das Loth) zurückkehren, gleichviel in welche Lage sie durch die horizontale, geneigte oder umgekehrte Aufstellung der tragenden Hauptwurzel gebracht werden [2]). Aus diesem

1) Ueber die verschiedenartige Bedeutung der Reizwirkung von Licht und Schwerkraft für formative Prozesse vgl. Bd. II, § 23 ff. und § 29.

2) Von Dutrochet (Recherch. s. l. structure d. animaux et d. végétaux 1824, p. 102) wurde die Richtung der Seitenwurzeln als Resultante aus Eigenwinkel und

Verhalten ergiebt sich zugleich, dass diese Seitenwurzeln physiologisch radiär sind, und dass bei der Herstellung der normalen Gleichgewichtslage die von der Hauptwurzel ausgehenden, directiven Wirkungen (nämlich der Eigenwinkel) keine entscheidende Rolle spielen (vgl. II, § 119).

Natürlich müssen bei derartigen Versuchen alle Aussenbedingungen constant erhalten werden, da z. B. bei den Seitenwurzeln der geotropische Erfolg durch die Aussenverhältnisse (II, § 121, 122) und ebenso durch die Reizintensität (II, § 124) modificirt wird. Auch ist zu beachten, dass die Seitenwurzeln am Hypocotyl und der Basis der Wurzel vermöge ihrer specifischen geotropischen Eigenschaften häufig eine mehr oder minder horizontale (diatrope) Gleichgewichtslage annehmen, während die ferner von der Basis entspringenden Seitenwurzeln mit dem Lothe einen Grenzwinkel von 60—80 oder zuweilen bis zu 45 Grad bilden. Um aber eine allseitige Ausbeutung des Erdreichs zu sichern, muss bei den Seitenwurzeln 2. und 3. Ordnung die geotropische Sensibilität zurücktreten, und thatsächlich kommt nach Sachs (l. c. p. 631) den Seitenwurzeln 2. Ordnung von Zea mais nur eine geringe, denen von Cucurbita pepo keine merkliche geotropische Reactionsfähigkeit zu. Aus dieser speciellen Anpassungserscheinung folgt natürlich nicht, dass in allen Fällen die Seitensprossungen in einem geringeren Grade geotropisch oder heliotropisch sind als die Tragachse.

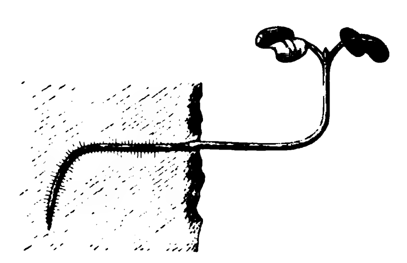


Fig. 63. Keimpflanze von Brassica nigra, bei der nach der horizontalen Aufstellung Wurzel und Spross durch die geotropische Krümmung wieder in die Verticalstellung gebracht sind.

Den besonderen Aufgaben entsprechend sind unter andern die Haftwurzeln von Epheu, Orchideen, Aroideen etc. gewöhnlich nicht oder nur in geringem Grade geotropisch, dagegen vielfach heliotropisch empfindlich. Bei den Athemwurzeln (Pneumatophoren) wird dagegen, so weit bekannt, das Hervortreten aus dem Schlamm und dem Wasser durch die Ausbildung eines negativen Geotropismus erzielt[1]. Da aber bei verschiedenen Pflanzen (Zuckerrohr, Palmen etc.), wenn sie in nasser Erde cultivirt werden, gewisse Wurzeln aus dem Boden hervortreten[2], so ist näher zu ermitteln, ob dieses Verhalten stets auf negativem Geotropismus oder auf anderen Ursachen beruht (über Aerotropismus vgl. II,

---

Geotropismus angesehen. Näher aufgehellt wurde dieses Thema von Sachs (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 602). Vgl. ferner F. Czapek, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1197; Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 328, 1898, Bd. 32, p. 247; A. Schober, Bot. Ztg. 1898, p. 1; J. M. Guillon, Compt. rend. 1901, Bd. 132, p. 589. — Ueber die Sensibilität der Wurzelspitze vg. Bd. II, § 120.

1) Lit.: Karsten, Bibliothec. botanic. 1891, Heft 22, p. 49, 55; Schimper, Botan. Mitthlg. a. d. Tropen 1891, Heft 3, p. 37; Went, Annal. d. Jard. botan. d. Buitenzorg 1894, Bd. 12, p. 26; Goebel, Organographie 1900, II. Th., p. 479. — Ueber die Keimwurzel von Trapa vgl. Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. I, p. 83. — Ueber negativ geotropische Luftwurzeln vgl. auch Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, Bd. II, p. 77.

2) Vgl. auch J. Sachs, Flora 1893, p. 4. Nach J. Eriksson, Botan. Centralbl. 1895, Bd. 61, p. 273 finden sich auch bei Carex arenaria und einigen Sandpflanzen nach aufwärts wachsende Wurzeln.

§ 115), oder ob vielleicht die negativ tropistische Stimmung nur unter diesen Aussenbedingungen zur Ausbildung kommt.

Naturgemäss ist auch bei den Stengelorganen das geotropische Reactionsvermögen zweckentsprechend ausgebildet. So wird den meisten horizontal wachsenden Rhizomen ihre Lage durch die diageotropische Reaction gesichert. In diese Gleichgewichtslage kehren somit nach dem Ablenken sowohl die krümmungsfähigen Partien der dorsiventralen, als auch der physiologisch radiären Rhizome zurück, zu welchen unter andern die Wurzelstöcke von Heleocharis palustris, Sparganium ramosum und Scirpus maritimus gehören[1]). Ebenso sind physiologisch radiär die unterirdischen Ausläufer von Adoxa moschatellina, Trientalis europaea, Circaea lutetiana, welche im Dunkeln, also im Boden, eine mehr oder minder horizontale Lage annehmen, durch diffuse Beleuchtung aber eine geotrope Stimmungsänderung erfahren, die zur Folge hat, dass diese Organe in eine anaklinotrope und unter Umständen in eine nahezu anaparallelotrope Stellung übergehen[2]).

Ein positiver Geotropismus scheint den abwärts wachsenden Rhizomen von Yucca, Cordyline etc. zuzukommen[3]). Ferner bewirkt positiver Geotropismus die Abwärtskrümmung des Blüthenstiels von Papaver, der sich später durch die Ausbildung von negativem Geotropismus erhebt und die aufblühende Blüthenknospe in die aufgerichtete Lage bringt[4]). Ein derartiger Stimmungswechsel wird, wie schon früher mitgetheilt ist, zuweilen, aber nicht in allen Fällen, benutzt, um die in einen Laubspross übergehende Spitze sympodialer Rhizome aus dem Boden und in die verticale Lage zu führen, oder um eine Lageänderung von Blüthenknospen, Blüthen, Früchten oder auch von einzelnen Blüthentheilen herbeizuführen. Uebrigens sind die Blüthenhülle und die Sexualorgane nur bei einzelnen Pflanzen in erheblichem Grade geotropisch[5]).

---

1) F. Elfving, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 489; F. Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1218. Ueber den geotropischen Stimmungswechsel, welcher in sympodialen Rhizomen mit dem Auswachsen der Endknospen zu positiv geotropischen Laubsprossen verknüpft ist, vgl. II, § 121, 122. — Nach R. Barth, Die geotrop. Wachsthumskrümmung d. Knoten 1894, p. 35 reagiren die unterirdischen Ausläufer von Triticum repens nicht merklich geotropisch.

2) E. Stahl, Berichte d. botan. Gesellschaft 1884, p. 385; K. Goebel, Botan. Zeitung 1880, p. 790; Czapek, l. c. p. 1230; A. Rimbach, Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot. 1899, Bd. 3, p. 201. Vgl. Bd. II, § 121, 131.

3) Vgl. Bd. II, p. 194 u. die dort citirte Literatur.

4) Bd. II, p. 390; § 121 u. die an diesen Stellen citirte Lit. In diesen Studien ist auch nachgewiesen, dass es sich um eine wahre positiv geotropische Krümmung, also nicht um eine durch mechanischen Zug bewirkte Senkung handelt. [Wiesner (Sitzungsb. d. Wien. Akadem. 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 747) sieht neuerdings die Abwärtskrümmung des Blüthenstiels von Papaver nicht als positiv geotropische Krümmung an.]

5) Einige Lit. ist II, p. 391 und II, § 131, 132 angeführt. [Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akademie 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 760.] Durch einen entsprechenden Wechsel der geotropischen Eigenschaften (vielleicht z. Th. in Verbindung mit einem Wechsel der heliotropischen Eigenschaften) wird auch erzielt, dass sich der Stiel des Blüthenstands, bezw. d. Blüthe von Trifolium subterraneum, Arachis hypogaea etc. nach dem Abblühen abwärts krümmt und die reifende Frucht in die Erde führt. Darwin.

Dass der Geotropismus bei der Orientirung der plagiotropen Haupt- und Seitensprosse zum Theil in hervorragender, zum Theil in untergeordneter Weise oder gar nicht betheiligt ist, wird weiterhin (II, § 131, 132) mitgetheilt werden. Bei dieser Gelegenheit soll auch auf die Sprosse von Lysimachia nummularia, Atriplex latifolia, Polygonum aviculare u. s. w. eingegangen werden, die bei guter Beleuchtung (bezw. je nach dem Ausmaass der Temperatur) geoplagiotrop, bei Lichtmangel aber nahezu oder völlig positiv geoparallelotrop reagiren (vgl. auch II, § 131). Ueber den Einfluss der Temperatur auf die geotropische Stimmung und Gleichgewichtslage siehe II, p. 511 und II, § 121, 122.

Bei der Behandlung der Blattorientirung (II, § 132) wird sich zeigen, dass die Laubblätter vielfach geoplagiotrop sind. Dass aber in gewissen Blättern für bestimmte Zwecke eine positiv geotropische Reactionsfähigkeit ausgebildet wird, beweisen die Keimpflanzen von Phönix, Allium, Yucca, bei welchen durch den positiven Geotropismus einer Partie des Samenlappens die Wurzel und die Sprossachse in den Boden geführt werden[1]. In dieser Weise functionirt nach Copeland[2] bei den jugendlichen Keimpflanzen von Lupinus albus, Robinia pseudacacia, Helianthus annuus, Cucurbita pepo u. s. w. das hypocotyle Glied, dessen anfänglich positiver Geotropismus mit der Weiterentwickelung bald durch negativen Geotropismus abgelöst wird.

Unter den einzelligen Organismen sind die Sporangienträger von Phycomyces nitens, Mucor mucedo u. s. w. stark negativ geotropisch[3], während das Mycelium dieser Pilze[4], sowie die Ausläufer von Mucor stolonifer[5] nicht merklich geotropisch reagiren. Bei Bryopsis muscosa und Caulerpa prolifera[6] sind dagegen die Rhizoiden positiv, der Spross negativ geotropisch. Aehnlich verhalten sich Nitella und Chara[7], deren Spross mit einem ansehnlichen negativen Reactionsvermögen ausgestattet ist. Negativ geotropisch sind ferner die Perithecienträger von Xylaria carpophila, Claviceps purpurea, sowie die Stiele verschiedener grosser Hutpilze[8]. Bei diesen letzteren kommt aber den Lamellen, Röhren und Stacheln des Hymeniums ein positiver Geotropismus zu[9]. Uebrigens wird bei den Pilzen und den Algen[10] die geotropische Sensibilität im allgemeinen in

---

Bewegungsvermögen 1881, p. 439; H. Ross, Malpighia 1892, Fasc. VII—IX; G. Huth, Ueber pericarpe, amphicarpe und heterocarpe Pflanzen 1890.

1) J. Sachs, Bot. Ztg. 1863, p. 59; 1862, p. 241; E. B. Copeland, Botanical Gazette 1901, Bd. 31, p. 410. [Neubert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 119. Allium.]

2) J. B. Copeland, l. c. Der maassgebende Reiz scheint in diesem Falle durch die Wurzelspitze percipirt zu werden. Vgl. II, § 120.

3) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 286; Sachs, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1879, Bd. 2, p. 222; Wortmann, Bot. Ztg. 1881, p. 368; S. Dietz, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 482; K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens. Leipzig. Dissertation 1901, p. 6.

4) Kny, Sitzungsb. d. Botan. Vereins f. Brandenburg 12. Juni 1881; Steyer, l. c. p. 28. — Von Kny (l. c.) und Stammeroff, Flora 1897, p. 148, wurde unter anderm auch bei Pollenschläuchen eine geotropische Reaction vermisst.

5) Wortmann, l. c. p. 384.

6) Noll, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1888, Bd. 3, p. 467; Klemm, Flora 1893, p. 472, und die in diesem Bande II, p. 189 citirte Lit. Vgl. ebenda die Abbildung von Bryopsis.

7) Hofmeister, l. c. p. 286; Richter, Flora 1894, p. 408.

8) J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 474; Zopf, Die Pilze 1890, p. 208.

9) Sachs, Experimentalphysiologie 1865, p. 93; Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 93.

10) Einige Angaben z. B. bei Berthold, Jahrb. f. wiss. Botan. 1882, Bd. 12, p. 572.

geringerem Grade zu Orientirungsbewegungen benutzt, als bei den höher differencirten, insbesondere bei den landbewohnenden Pflanzen.

Ueber den Geotropismus von Marchantia[1]) vgl. II, § 131. Einige Angaben über Jungermannien bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 294; Frank, die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenth. 1870, p. 66. Ueber Laubmoose vgl. E. Bastit, Revue générale d. Botan. 1891, Bd. 3, p. 380; B. Jönsson, Bot. Ztg. 1899, Referate p. 132. — Ueber Geotaxis vgl. diesen Bd. II. § 147.

§ 111. Geotropismus. Methodisches.

Aus der Erfahrung, dass die Organe einer Pflanze überall auf unserem Planeten eine bestimmte Orientirung zur Lothlinie annehmen, und in diese nach der Ablenkung durch die Eigenthätigkeit zurückkehren, lässt sich derzeit folgern. dass die Schwerkraft die Ursache derjenigen Orientirungsbewegungen sein muss, durch welche die besagte Gleichgewichtslage hergestellt wird. Diese Schlussfolgerung war indess in früheren Zeiten keineswegs naheliegend. So ist es begreiflich, dass die fraglichen Beziehungen erst von Knight[2]) durch den Nachweis sichergestellt wurden, dass die Centrifugalkraft auf die Pflanze ebenso wirkt, wie die Schwerkraft. Wie nämlich dieser Forscher zeigte, krümmen sich bei einer Pflanze, die auf einer genügend schnell rotirenden Scheibe befestigt ist, die Keimwurzel in centrifugaler, der Spross in centripetaler Richtung so lange, bis sie in Bezug auf die Centrifugalrichtung wiederum parallelotrop gestellt sind. Diese Gleichgewichtslage wird ungestört erreicht, wenn die Centrifugalkraft in einer verticalen Ebene wirksam ist, weil unter diesen Umständen die einseitige Wirkung der Schwerkraft eliminirt ist. Befindet sich aber die Pflanze auf einer horizontal stehenden Rotationsscheibe, so sind Centrifugalkraft und Schwerkraft senkrecht aufeinander gerichtet, und es muss sich demgemäss eine resultirende Lage ergeben. In der That nehmen jetzt die Hauptwurzel und der Hauptspross eine ähnliche Gleichgewichtslage ein, wie ein daneben befestigtes, freibewegliches Pendelchen, sie bilden also bei gleicher Energie von Centrifugalkraft und Schwerkraft mit der Lothlinie einen Winkel von ca. 45 Grad und nähern sich mit zunehmender Centrifugalwirkung mehr und mehr der Horizontalen[3]).

Da die tropistische Reizung von der einseitigen (asymmetrischen) Wirkung des Agens abhängt, so unterbleibt eine geotropistische Krümmung, wenn durch eine gleichmässige Drehung der Keimpflanze etc. erzielt wird, dass

1) Die einzelligen Rhizoiden dieser Pflanze sind negativ geotropisch. Mirbel, Mémoir. d. l'Academ. royale d. Paris 1835, Bd. 13, p. 354; Pfeffer, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 89.

2) T. A. Knight, Philosoph. Transactions 1806, I, p. 99. Eine Uebersetzung in Ostwald's Klassikern Nr. 62. Knight benutzte ein Wasserrad und stellte Rotationsversuche in horizontaler und verticaler Ebene an. — Die ältere und neuere Literatur ist ausführlich zusammengestellt bei Cisielski, Unters. über d. Abwärtskrümmung d. Wurzel, Dissertation 1870. Diese Arbeit ist, jedoch ohne die ausführliche Literaturübersicht, auch enthalten in Cohn's Beiträgen z. Biologie 1871, Bd. 1, Hft. 2. — Vgl. auch Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 209.

3) Vgl. Wigand, Botan. Untersuch. 1854, p. 149; Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botan. 1863, Bd. 3, p. 111.

eine jede Flanke gleich lang und gleich stark der auslösenden Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt ist. Dieser Erfolg wird aber, wie leicht einzusehen ist, ebenso erreicht, wenn man die Keimpflanze etc. parallel oder senkrecht zur horizontal stehenden Achse des Klinostaten [1]) befestigt, die bei gleichmässiger Geschwindigkeit etwa in 3—10 Minuten eine Umdrehung ausführt [2]). Denn diese Umdrehungsschnelligkeit, durch die noch keine nennenswerthe Centrifugalwirkung bewirkt wird, genügt, um bei der üblichen Reactionszeit (II, § 123) zu verhindern, dass sich der Spross, die Wurzel u. s. w. in der jeweiligen Reizebene krümmen und, wie es bei einer genügend langsamen Drehung der Fall sein muss, eine aitiogene Circumnutation ausführen [3]).

Ebenso unterbleibt eine heliotropische Krümmung, wenn die vertical stehende Pflanze um die eigene Achse gedreht und hierdurch die tropistische Wirkung der einseitigen Beleuchtung eliminirt wird. Es lässt sich aber auch gleichzeitig die heliotropische und geotropische Wirkung aufheben, indem die Drehachse des Klinostaten horizontal und senkrecht gegen die Beleuchtungsrichtung aufgestellt wird. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass unter Umständen eine geringe phototropische Reaction dadurch ausgelöst wird, dass dieselbe Flanke des Objectes bei einer jeden Umdrehung eine gewisse Zeit in den Schatten der Klinostatenachse oder (wie z. B. bei der Cultur von Pilzen auf einem Brotwürfel) in den Schatten des Substrates geräth. Andererseits wird nur die geotropische, aber nicht die phototropische Reaction sistirt, wenn die Klinostatenachse parallel zu den Lichtstrahlen gerichtet ist, und die Pflanzen senkrecht zu dieser Achse, also so orientirt sind, dass während der Umdrehung immer dieselbe Seite des Stengels, der Wurzel etc. der Lichtquelle zugewandt bleibt [4]).

Wollen wir diese Betrachtungen, bei denen wir zunächst radiäre Organe im Auge hatten, auf physiologisch dorsiventrale Gebilde ausdehnen, so ist zu beachten, dass letztere vielfach aitionastische Bewegungen ausführen, d. h. durch die Veränderung der homogenen (diffusen) Aussenbedingungen zu einer Krümmungsbewegung veranlasst werden (II, § 96). Eine solche photonastische Bewegung tritt z. B. auch dann ein, wenn man durch Drehung auf dem Klinostaten bewirkt, dass die von einer Seite kommende Beleuchtung in genügend schneller zeitlicher Aufeinanderfolge alle Flanken des reizbaren Organs trifft, dass also dieses in denselben Reiz- und Reactionszustand versetzt wird, wie eine feststehende Pflanze, die von allen Seiten gleich stark beleuchtet wird. Dasselbe

---

1) Diese Bezeichnung wurde von Sachs (Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 217) eingeführt, welcher zuerst die langsamen Drehungen in ausgedehnter Weise zur Eliminirung der geotropischen Reaction nutzbar machte. Denn diese Methode war bei Hunter (Transact. Soc. Imp. med. 1800, II; citirt nach A. P. de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 556; Fr. Darwin, Linnean. Soc. Journal 1881, Bd. 18, p. 425); Dutrochet; Wigand (vgl. Sachs, l. c.) nur beiläufig in Anwendung gekommen.

2) In den meisten Fällen ist eine Umdrehungsschnelligkeit zwischen 10—30 Minuten zu empfehlen.

3) Vgl. Bd. II, p. 248, 392; Fr. Darwin und D. Pertz, Annals of Botany 1892, Bd. 7, p. 245; 1903, Bd. 17, p. 93.

4) Auf diese Weise vermochte z. B. Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 55; 1880, II, p. 76; vgl. auch H. Müller, Flora 1876, p. 76) an gewissen, wenig empfindlichen Pflanzen eine heliotropische Reaction zu erzielen, an denen eine solche ohne Elimination der geotropischen Induction nicht eintrat.

gilt für andere Agentien, also auch für die Schwerkraft, die wir freilich practisch nicht derart auf eine feststehende Pflanze einwirken lassen können, dass in keinem Augenblick ein tropistischer Einfluss vorhanden ist.

Soweit die tropistische Wirkung bestimmte Stimmungszustände, Reizungen und Reactionsbestrebungen verursacht, fallen diese im allgemeinen am Klinostaten ebensogut aus, wie bei allseitiger (homogener) Einwirkung eines Agens auf die feststehende Pflanze. Alle diese Verhältnisse, sowie die sich daraus ergebenden Consequenzen sind aber bei der Beurtheilung der Klinostatenversuche wohl zu beachten. Dass nachweislich in gewissen Fällen bestimmte Sensibilitäten, Reactionsbefähigungen und Reactionsbestrebungen erst durch die tropistische Wirkung und Inanspruchnahme ermöglicht und veranlasst werden, haben wir bereits gehört[1]). Ferner dürften öfters zwei Reizungen schon im sensorischen Theil verschmelzen (II, p. 361, 555, § 126), so dass die Auslösung der mechanischen Krümmungsaction unterbleibt, wenn derselbe Reizanstoss gleichzeitig oder in schneller Aufeinanderfolge auf zwei oder alle opponirte Flanken wirkt.

Unter solchen Umständen fällt z. B. bei den dorsiventralen Ranken die thigmotropische Reaction aus (II, § 88), und dieser Erfolg wird natürlich auch erzielt werden, wenn man die schnell aufeinander folgenden Contactreizungen nicht mit der Hand ausführt, sondern in geeigneter Weise (bei feststehendem Contactkörper) durch die Drehung der Pflanze auf dem Klinostaten zu Stande kommen lässt. Bei diesen und bei den sich ähnlich verhaltenden dorsiventralen Organen wird bei genügender Ausdehnung des Zeitintervalls zwischen den alternirenden Reizungen (also auch bei entsprechend langsamer Drehung des Klinostaten) eine tropistische Krümmungsreaction eintreten, weil dann eine Action ausgelöst wird, die durch die Reizwirkung auf die antagonistische (different reagirende) Flanke nicht zum Rückgang gebracht wird. Bleibt dagegen bei langsam oder schnell aufeinander folgender Reizung zweier oder aller antagonistischen Flanken das Verhältniss der Reizerfolge in den antagonistischen Geweben unverändert, so ist zu erwarten, dass dieselbe Gleichgewichtslage eingenommen wird, wie bei einer gleich starken, allseitigen Reizung. Das wird aber nicht mehr der Fall sein, wenn das besagte Verhältniss Verschiebungen erfährt.

Diese und andere Erwägungen zeigen, dass bei dorsiventralen Organen die tropistische Reaction am Klinostaten nicht in allen Fällen vollständig aufgehoben wird, dass aber in der Regel, bei genügend schneller Klinostatendrehung, der Erfolg ähnlich ausfallen wird, wie bei einer Pflanze, gegen die man dasselbe Agens allseitig wirken lässt. Jedoch ist bei solchen Vergleichen zu beachten, dass es unter Umständen auch auf die Angriffsrichtung ankommt, wie ja die Erfahrung lehrt, dass der Grasknoten, der bei verticaler Stellung ausgewachsen ist, zur Wachsthumsthätigkeit angeregt wird, wenn er sich in horizontaler Lage am Klinostaten befindet, so dass die Schwerkraft senkrecht und allseitig auf ihn einwirkt (II, p. 126, § 128). Auch ist es schon desshalb nicht einerlei, ob die Lichtstrahlen bei homogener Angriffsweise parallel oder senkrecht zu einem

1) Vgl. II, § 121, 122; p. 418, 509.

Organ gerichtet sind, weil in dem letzteren Fall mehr Licht in das Innere eines cylindrischen Organs eindringt. Die Schwärmzellen, die trotz der schnellen Eigendrehung um die Längsachse phototactisch reagiren, sind ferner ein Beispiel dafür, dass die tropistische Reizwirkung bei einer bestimmt gearteten Sensibilitätsvertheilung durch die Klinostatendrehung nicht eliminirt wird (II, § 142).

Diesen mannigfachen und verwickelten Verhältnissen ist bei Czapek[1]) und Noll[2]) nicht in vollem Umfang Rechnung getragen. So nimmt der erstere, aber nicht der letztere an, dass die tropistische Reizwirkung der Schwerkraft in jedem Falle durch eine genügend schnelle Klinostatendrehung aufgehoben werden könne. Uebrigens vermisst man in den Discussionen dieser Forscher wiederholt eine zureichende Auseinanderhaltung der tropistischen und nastischen Reizungen und Reactionen und der physiologischen Veränderungen (Reizstimmung etc.), die mit dem Uebergang von der anomogenen zu der homogenen Reizwirkung verknüpft sein können[3]).

Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, wie man zu verfahren hat, um durch Umlegen oder Umkehren von Pflanzen eine geotropische Krümmungsbewegung hervorzurufen. Will man bei Keimpflanzen gleichzeitig Stengel und Wurzel beobachten, so kann man die Objecte in dampfgesättigter Luft aufstellen. Dabei empfiehlt es sich, den nicht mehr krümmungsfähigen Theil der Wurzel mit nassem Fliesspapier zu umgeben, und dieses dadurch dauernd feucht zu halten, dass das freie Ende des Papiers in Wasser herabhängt. Um Wurzeln, Rhizome etc. in Erde oder Sägespänen beobachten und nöthigenfalls auch beleuchten zu können, verwendet man durchlöcherte Zink- oder Holzkästen, deren Breitseiten von Glasscheiben gebildet werden, hinter denen die Wurzel etc. untergebracht ist[4]). Abgeschnittene Zweige etc. steckt man vortheilhaft in nassen Sand, der an der einen Seite eines mit Deckel versehenen, grossen Zinkkastens aufgehäuft ist.

Als Klinostat ist natürlich ein jeder Apparat verwendbar, der eine gleichmässige Umdrehung gestattet. Sehr exact und practisch ist der in Fig. 64 abgebildete Klinostat, welcher nach meinen Angaben von dem Mechaniker Albrecht in Tübingen angefertigt wird[5]). Als Triebkraft dient ein sehr starkes Federuhr-

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 189, 270; Bericht. d. botan. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. (129).

2) Noll, Flora 1893, p. 357; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 459. [Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1902, p. 409.]

3) Thatsächlich kann es sich nur darum handeln, ob am Klinostaten derselbe Effect erzielt wird, wie bei allseitig gleicher Angriffsweise des Agens. Es ist also bei diesen Fragen ohne Belang, dass sich tropistische und nastische Reactionen nicht streng auseinanderhalten lassen (vgl. II, p. 357). Aus den Erörterungen auf p. 357 (Bd. II) ergiebt sich ferner ohne weiteres, dass man auch annehmen kann, bei einem diffus beleuchteten Stengel wirke jeder eindringende Lichtstrahl, ebenso wie bei einseitiger Beleuchtung, phototropisch reizend, und eine Krümmung unterbleibe nur desshalb, weil die Reizungen antagonistisch gleich ausfallen. Da ferner ein jeder Lichtblitz, und voraussichtlich auch die kürzeste einseitige Schwerkraftwirkung, als Reiz empfunden werden (vgl. Bd. II, § 123), so wird auch bei schnellerer Klinostatendrehung die phototropische, geotropische Reizung nicht wirklich aufgehoben, sofern ein Organ unter den obwaltenden Bedingungen seine Sensibilität bewahrt.

4) Sachs, Arbeit d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 387. — Ueber eine geotropische Kammer siehe Sachs, Flora 1895, p. 293.

5) Vgl. Botan. Zeitg. 1887, p 27.

werk, mit Flügelregulation, das unter der Schutzhülle *a* an dem Deckel *b* des schweren Kastens *h* befestigt ist. An einem der (zwei oder drei) Zapfen, welche an der entgegengesetzten Seite des Deckels hervorstehen, ist in Fig. 64 A mittelst des Universalgelenks *f* die Achse *c* befestigt, welche auf den beweglichen Rollen des Stativs *d* ruht. Dieselbe trägt in der Figur eine Einrichtung *g* zum Befestigen eines Blumentopfes, an deren Stelle aber z. B. auch ein Halter gesetzt werden kann, der gestattet, die Topfpflanze senkrecht zur Achse *c* zu fixiren. Bringt man an Stelle der Achse *c* die längere Achse *m* (Fig. 64 *B*), so lassen sich an dieser mit Hilfe von Korken *l* Keimpflanzen etc. befestigen. Zur Demonstration empfiehlt es sich, über die Achse *m* den Glascylinder *i* zu schieben. Enthält dieser Cylinder etwas Wasser, so wird in Folge der Umdrehung die Glaswand benetzt und durch Verhindern des Beschlagens, durchsichtig erhalten. Ausserdem können

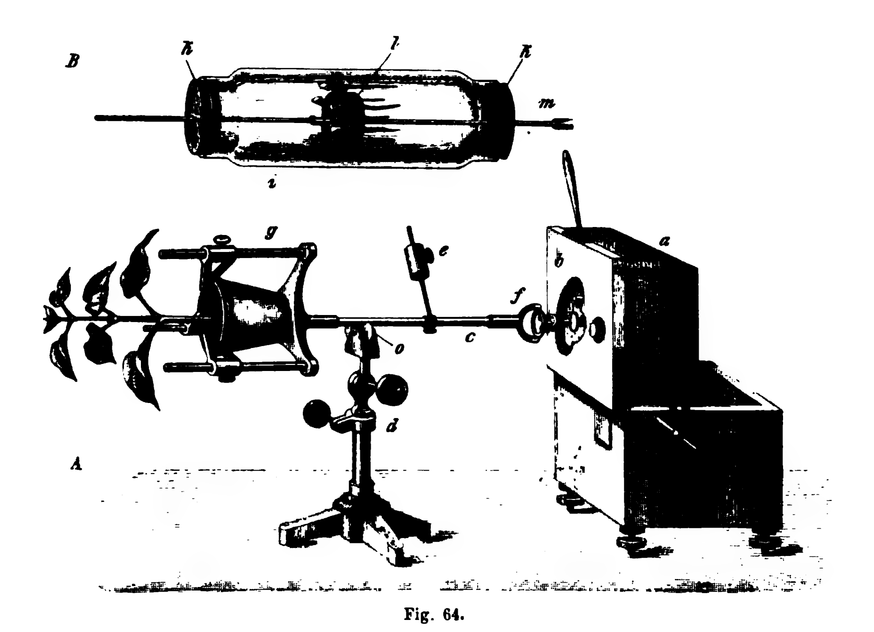


Fig. 64.

die Keimpflanzen durch Papierstreifen, welche der Glaswand anliegen, in der auf der vorigen Seite angegebenen Weise dauernd mit Wasser versorgt werden.

Schliesst man den Kasten *h* durch Zurückschlagen des Deckels *b*, und steckt man auf einen der Triebzapfen ein Tischchen, so lassen sich nunmehr Blumentöpfe u. s. w. in verticaler Stellung um die eigene Achse drehen. Ferner kann man der Achse *c* u. s. w. eine beliebige Neigung geben, indem man den Deckel *b* in schiefer Lage durch die Klemmschraube *n* fixirt und das Lager *o* entsprechend einstellt. Auch lässt sich an Stelle der Achse *c* eine Riemscheibe aufstecken, und mit Hilfe einer Seiltransmission z. B. eine unter Wasser befindliche Glaswelle in Bewegung setzen[1]). Der Apparat besitzt eine solche Betriebsenergie, dass man mit demselben gleichzeitig einige Blumentöpfe in Drehung

1) Vgl. J. Richter, Flora 1894, p. 409; P. Klemm, Flora 1893, p. 476. Am besten verwendet man als Transmissionsriemen eine ringförmig zusammengefügte, starkwandige Kautschukröhre.

setzen kann, die in geeigneter Weise an der horizontalen Achse *c* befestigt sind[1]). Besonders bei einer so ansehnlichen Inanspruchnahme muss für Aequilibrirung, d. h. dafür gesorgt sein, dass der Apparat in jeder Phase der Umdrehung ungefähr dieselbe Arbeit zu leisten hat. Man erzielt dieses, indem man durch Lösung der Klemmschraube hinter *f* die Achse *c* in Freiheit setzt, darauf den Stab *e* vertical aufwärts stellt und das an demselben befindliche Laufgewicht so verschiebt, dass bei der Umdrehung der Achse *c* in jeder Lage Gleichgewicht besteht, dass also die einseitige Ueberlastung äquilibrirt ist. Durch die Verstellung der Regulirflügel und durch eine Verschiebung im Laufwerk lässt sich eine jede Umlaufzeit zwischen 2 und 70 Minuten, bei dem Apparat mit 3 Triebzapfen sogar zwischen 2 Minuten und 8 Stunden herstellen.

Zu diesem Apparat hat Fitting in jüngster Zeit ein Ansatzstück bauen lassen, das erlaubt, die Pflanze nach einer gewünschten Zeit um 180 Grad oder um einen anderen Betrag zu drehen. Auf diese Weise lässt sich also z. B. erreichen, dass die Flanke der Pflanze, die bisher der Lichtquelle oder dem Erdmittelpunkt zugewandt war, nach einer gewissen Zeit in die abgewandte Lage und nach einem bestimmten Intervall wieder in die frühere Lage u. s. w. gebracht wird[2]).

Es ist hier nicht geboten, die verschiedenen, von anderen Forschern[3]) construirten Klinostaten zu beschreiben, die übrigens nur zum Theil den an ein Präcisionsinstrument zu stellenden Anforderungen entsprechen, und von denen, soweit ich beurtheilen kann, keiner an Exactheit und allseitiger Verwendbarkeit den soeben beschriebenen Klinostaten erreicht oder übertrifft. Ein sehr einfacher Klinostat, der für manche Zwecke, z. B. für Demonstrationen, brauchbar ist, lässt sich übrigens für einige Mark aus einer sog. amerikanischen Weckeruhr herstellen, an der man durch die Einschaltung einer entsprechenden Zahnradübersetzung z. B. eine Triebachse mit halbstündiger Umdrehungszeit gewinnen kann. Indem an diese ein Glasstab durch Ueberschieben eines kräftigen Gummischlauchstückes befestigt wird, erhält man eine horizontale Welle, an der Keimpflanzen etc. fixirt werden können. Befestigt man ausserdem das Uhrwerk in verstellbarer Weise in einen Metallbügel, so lässt sich der Drehachse eine verticale, geneigte oder horizontale Lage geben.

Zur Prüfung der Wirkung einer erhöhten Centrifugalkraft kann selbstverständlich eine jede schnell rotirende Scheibe benutzt werden. Ein Apparat, der mit einem Wassermotor betrieben wird und alle möglichen Abstufungen der Flieh-

---

1) Siehe A. Fischer, Botan. Ztg. 1890, p. 705.

2) Einen intermittirenden Klinostat einfacherer Art, der aber nicht so mannigfache Modificationen erlaubt, hat Fr. Darwin (Annals of Botany 1892, Bd. 6, p. 245) benutzt. — Eine intermittirende Drehung würde sich auch leicht unter Zuhilfenahme elektromagnetischer Auslösung erzielen lassen. Wie man an meinen Klinostaten eine einfache Vorrichtung anpassen kann, die es gestattet, electrische Auslösungen in kurzen oder langen, sowie in äqualen oder inäqualen Intervallen zu erzielen, ist aus meinen Andeutungen in den Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 738 zu ersehen.

3) Vgl. z. B. Fr. Darwin, Linnean Soc. 1881, p. 449; Wortmann, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1886, p. 245; Klemm, Flora 1893, p. 472; Hansen, Flora 1897, Ergzbd. p. 352; W. Oels, Pflanzenphysiol. Unters. 1893, p. 50. — Auch aus den im Handel befindlichen kräftigen Triebwerken (Preis ca. 60 Mark), die zum Drehen eines Tisches etc. in Schaufenstern bestimmt sind, lässt sich ein Klinostat construiren, indem man die Umdrehungsschnelligkeit durch die Veränderung der Flügelregulation oder durch die Einschaltung einer Ankerregulation entsprechend verlangsamt. — Sofern ein constant temperirtes Zimmer nicht zur Verfügung steht, lassen sich die Versuchsobjecte durch eine von Czapek (Ber. d. Botan. Gesellsch. 1900, p. 131) beschriebene Vorrichtung bei constanter Temperatur halten.

kraft bis zu 40 g gestattet, ist in den Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 57 beschrieben. Im Leipziger Institut befindet sich ein mit einem 1 pferdigen Gasmotor betriebener Apparat, bei dem die verschiedenen Umdrehungsschnelligkeiten mit Hilfe von Stufenscheiben und zwei conischen Wellen hergestellt werden[1]. Ausserdem habe ich mir nach dem Princip der Milchcentrifuge einen Apparat bauen lassen, der Centrifugalwirkungen bis zu 4000 g liefert[2]. Andererseits lassen sich sehr geringe Centrifugalwirkungen mittelst des oben beschriebenen Klinostaten gewinnen[3].

Mit Hilfe dieser Abstufungen lässt sich für die Centrifugalwirkung, also auch für die Schwerkraft, die Reizschwelle und das Verhältniss zwischen Reizgröße und Reactionsgröße ermitteln (II, § 124). Jedoch ist zu beachten, dass mit zunehmender Centrifugalwirkung die Massenbeschleunigung (das Gewicht) derart steigt, dass schliesslich die activen Krümmungsbestrebungen überwunden, die Pflanze und ihre Organe also mechanisch gebeugt werden (II, § 29, § 128).

§ 112. Heliotropismus.

Fassen wir als Heliotropismus alle diejenigen Orientirungsbewegungen zusammen, welche, gleichviel wie sie im näheren zu Stande kommen, das gemeinsam haben, dass sie durch die einseitige Beleuchtung (Lichtdifferenz) ausgelöst werden, so ist damit eine handliche Begriffsbestimmung gewonnen (II, p. 547). Da aber durch den diffusen Beleuchtungswechsel auch anderweitige Reactionen (durch Photonastie, durch Stimmungswechsel etc.) hervorgerufen werden können, so ist es, insbesondere bei dorsiventralen Organen, nicht immer leicht zu entscheiden, ob die Krümmungsreaction durch eine heliotropische oder eine anderweitige Auslösung, bezw. durch eine Combination verschiedener Vorgänge, verursacht wird[4]. Ferner ist zu beachten, dass auch die heliotropische Gleichgewichtslage mit der Lichtintensität verschoben werden kann und in manchen Fällen sogar so weit modificirt wird, dass die Richtung der Krümmungsbewegung umgekehrt wird.

Eine solche Umkehrung ist besonders auffällig bei denjenigen Schwärmzellen, die bei schwacher einseitiger Beleuchtung positiv phototactisch reagiren,

---

1) Vgl. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 304. Die Centrifugalwirkung berechnet sich nach der bekannten Formel $\frac{4\pi^2.R}{gt^2}$, bei der $\frac{4\pi^2}{g}$ (= 4,024) eine Constante ist. R= Radius in Metern, t=Umdrehungszeit in Secunden. Aus der Formel ist zu ersehen, dass die Anwendung eines grossen Radius zur Erzielung einer bestimmten Schwungkraft den Vortheil gewährt, dass die Fliehkraft für die gleiche Zunahme des Abstandes vom Rotationscentrum langsamer zunimmt. — Ueber einfachere, aber z. B. zur Demonstration geeignete Centrifugalapparate vgl. u. a. W. Oels, l. c. p. 51; Detmer, Pflanzenphysiol. Practicum 1895, II. Aufl., p. 384; Hansen, Flora 1893, Ergzbd. p. 352. — Mit Hilfe von genügend constant gehenden, kleinen Wassermotoren, Gasmotoren, Heissluftmotoren, Electromotoren und geeigneten Reductionstransmissionen kann man natürlich auch langsame Klinostatendrehungen erzielen.

2) M. Mottier, Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 326, arbeitete seiner Zeit mit einer minder leistungsfähigen Milchcentrifuge.

3) Vgl. Czapek, l. c. p. 305.

4) Vgl. Bd. II, § 107—109 etc. Ueber formative Erfolge vgl. Bd. II, § 23-27.

bei genügender Steigerung der Lichtintensität aber sich plötzlich umwenden, also sich negativ phototactisch verhalten (II, § 145). Eine analoge Veränderung der Gleichgewichtslage ist indess auch, in Bezug auf die Krümmungsbewegungen, bei radiären Organen verschiedener Pflanzen (Vaucheria, Phycomyces, Keimstengel von Lepidium u. s. w.) constatirt, die bis zu einer gewissen Lichtintensität positiv phototropisch reagiren, nach Ueberschreitung dieser Grenze aber, je nach der Steigerung der Lichtintensität, eine anaplagiotrope, diatrope, kataplagiotrope, oder endlich sogar eine negativ parallelotrope Gleichgewichtslage annehmen [1]). Derartige Verschiebungen treten (analog wie bei den Schwärmzellen) bei gewissen Pflanzen schon bei mässiger, bei anderen Pflanzen erst bei sehr hoher Lichtintensität ein, und können natürlich dann nicht beobachtet werden, wenn die Reaction noch nicht durch diejenige Lichtintensität hervorgerufen wird, die ohne Schaden ertragen wird (II, § 69). In dieser Weise scheinen sich manche Pflanzen zu verhalten, während bei anderen, nach den unten mitgetheilten Versuchen, die Ablenkung aus der positiv heliotropischen Gleichgewichtslage erst bei sehr hoher Lichtintensität eintritt und desshalb unter normalen Vegetationsbedingungen nicht vorkommt. Dagegen reagiren die Ranken von Vitis und Ampelopsis nach Wiesner [2]) nur bei sehr schwacher einseitiger Beleuchtung positiv und schon bei mässiger einseitiger Beleuchtung negativ heliotropisch. Daraus folgt aber nicht, dass bei jedem negativ heliotropischen Organ durch genügende Abschwächung der einseitigen Beleuchtung ein positiver Heliotropismus nachweisbar sein muss. Uebrigens ist es begreiflich, dass die Angaben über die phototropische Reaction und den Wechsel der phototropischen Gleichgewichtslage nicht immer übereinstimmen, weil die maassgebende tropistische Stimmung etc. mit dem Entwickelungsstadium, den Aussenbedingungen u. s. w. veränderlich ist [3]).

Nachdem N. J. C. Müller [4]) bei den Keimlingen von Lepidium, Stahl [5]) bei den Fäden von Vaucheria, Berthold [6]) bei einigen Meeresalgen constatirt hatten, dass die positiv heliotrope Lage bei stärkerer Lichtwirkung in eine plagiotrop bis negativ phototrope Lage übergeht, wurden ausgedehntere Untersuchungen von Oltmanns angestellt, der zunächst [7]) ebenfalls mit Sonnenlicht, später [8]) mit

---

1) Hier sind positive und negative Bewegung in dem Bd. II, p. 548 angegebenen Sinne zu nehmen. Es ist aber nicht zulässig, die transversale Stellung mit Oltmanns (l. c.) als eine indifferente Lage anzusehen, da sie, ebensogut wie jede andere Lage, einer durch den Reiz herbeigeführten Gleichgewichtslage entspricht.

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 38. Vgl. Bd. II, p. 419. Ueber phototactische Umkehrungen vgl. Bd. II, § 145.

3) Vgl. Bd. II, § 107, 119. Nach Oltmanns, Flora 1897, p. 7, reagiren z. B. die jüngeren Fruchtträger von Phycomyces positiv heliotropisch bei einer Lichtintensität, welche bei den älteren Fruchtträgern eine transversale oder negativ heliotropische Gleichgewichtslage hervorruft.

4) N. J. C. Müller, Botanische Unters. 1872, Bd. 1, p. 57.

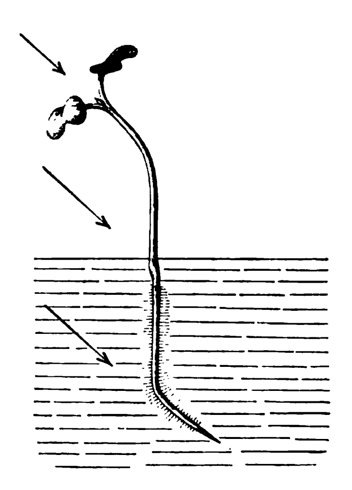
5) Stahl, Botan. Zeit. 1880, p. 412; Botan. Centralbl. 1882, Bd. 12, p. 142. Vgl. Oltmanns, Flora 1892, p. 214.

6) Berthold, Jahrb. f. wiss. Botan. 1882, Bd. 13, p. 574 ff.

7) Oltmanns, Flora 1892, p. 214. Ueber die Abstufung des Lichts durch Anwendung von Tuschprismen siehe Oltmanns, l. c. p. 183 und Jahrb. f. wiss. Botan. 1892, Bd. 23, p. 416.

8) Oltmanns, Flora 1897, p. 1. Näheres über die Methode vgl. Oltmanns

einer starken elektrischen Bogenlampe operirte. Bei diesen Experimenten ergab sich, dass die transversale (diaheliotropische) Gleichgewichtslage von dem Sporangiumträger des Phycomyces nitens da angenommen wurde, wo die Helligkeit im Strahlenkegel 25000 Hefnerlampen betrug, während derselbe Erfolg bei den Keimlingen von Lepidium sativum und Hordeum erst bei 500000—600000 Hefnerlicht eintrat[1]). Uebrigens lassen die Beobachtungen in der Natur vermuthen, dass radiäre Organe verschiedener Pflanzen bei schwächerer einseitiger Beleuchtung eine positiv parallelotrope, bei directer Besonnung eine mehr oder weniger plagiophototrope Gleichgewichtslage annehmen[2]). Auch ändert sich bei vielen dorsiventralen Organen die Gleichgewichtslage mit der Intensität der einseitigen Beleuchtung. Ist nun in vielen Fällen der Complex von Factoren und Reactionen nicht aufgeklärt, durch welchen ein solcher Erfolg erzielt wird, so ist doch so viel gewiss, dass bei dem Zustandekommen der Lichtlage von Blättern, der Prothallien der Farne, des Thallus von Marchantia, der plagiotropen Sprosse des Epheus u. s. w. heliotropische Reactionen eine hervorragende Rolle spielen (Näheres II, § 131, 132). Fernerhin (II, § 146) werden wir auch erfahren, dass bei Mesocarpus die Chlorophyllplatte jederzeit durch die tropistische Lichtwirkung aus der Flächenstellung in die Profilstellung übergeführt werden kann und umgekehrt.


Fig. 65. Keimpflanze von Sinapis alba, bei der das Hypocotyl sich positiv, die im Wasser befindliche Wurzel sich negativ heliotropisch gekrümmt hat. Die Beleuchtungsrichtung ist durch die Pfeile angedeutet.

Eine zweckentsprechende Ausbildung der heliotropischen Eigenschaften ist übrigens darin ausgesprochen, dass die meisten Keimstengel (Fig. 65) und viele andere oberirdische Stengelorgane bei gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnissen

l. c. Ueber die Wegnahme der Wärmestrahlen siehe auch Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. 35, p. 711. — Ueber Verwendung von Flammen vgl. ferner Wiesner, l. c. 1878, I, p. 35. — Ueber die Localisirung der einseitigen Beleuchtung vgl. Bd. II, § 120. Ausserdem ist es ja leicht, durch Ueberdecken der Pflanzen mit einem schwarzen Kasten, der nur von einer Seite oder durch einen Spalt Licht zutreten lässt, eine starke heliotropische Wirkung zu erzielen. Ueber eine heliotropische Kammer vgl. z. B. Sachs, Flora 1895, p. 293. — Ueber die Eliminirung des Geotropismus am Klinostaten bei Fortdauer der heliotropischen Wirkung vgl. Bd. II, p. 567.

1) Die Helligkeit einer Hefnerlampe entspricht 1,162 deutscher Vereinskerze. Die Wallrathkerze, die Wiesner (l. c.) als Lichteinheit anwandte, ist gleichwerthig mit der Hefnerlampe. Oltmanns 1897, l. c. p. 2, 20. — Der Stillstand des Wachsthums und der heliotropischen Krümmung, den Wiesner schon bei viel geringerer Helligkeit beobachtete, ist, wie schon früher (Bd. II, p. 108) mitgetheilt wurde, offenbar durch eine anderweitige Nebenwirkung der angewandten Gasflamme verursacht. Uebrigens ist zu beachten, dass für die heliotropische Wirkung hauptsächlich die stärker brechbaren Strahlen in Betracht kommen (Bd. II, § 113), und dass demgemäss die Wirkung von Lichtquellen nicht nach der Helligkeit abgeschätzt und verglichen werden kann. (Vgl. auch Wiesner, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 69, p. 305.)

2) Vgl. Oltmanns, Flora 1892, p. 225.

positiv phototropisch reagiren[1]). Denn durch eine solche Krümmung des Stengels werden zugleich die Blätter in helleres Licht geführt, in welchem sich ausserdem die photometrischen Blätter durch ihr eigenes Reactionsvermögen zumeist so orientiren, dass die Blattfläche annähernd senkrecht zum stärksten, diffusen Licht zu stehen kommt (II, § 132). Einen positiven Heliotropismus pflegen z. B. auch die Keimstengel der Schlingpflanzen zu besitzen, bei welchen der windende Stengel zweckentsprechend zumeist nicht oder nur schwach positiv oder negativ phototropisch reagirt (II, p. 412). Analog verhalten sich die meisten Ranken, unter denen es einige giebt, bei welchen der negative Heliotropismus die Annäherung und Anpressung an die Stütze begünstigt (II, p. 419).

Ebenso ist es vortheilhaft, dass im allgemeinen diejenigen Luftwurzeln von Aroideen, Orchideen, Hartwegia u. s. w. mit negativem (oder transversalem) Heliotropismus ausgestattet sind, deren Aufgabe es ist, sich an eine Stütze anzuschmiegen, während bei den direct in den Boden herabsteigenden Luftwurzeln die heliotropische Reactionsfähigkeit zurückzutreten pflegt[2]). Ferner wird z. B. durch negativen Heliotropismus die Wendung der Keimwurzel (des hypocotylen Gliedes) von Viscum gegen die Nährpflanze befördert[3]), während der Stengel von Viscum zweckentsprechend weder heliotropisch noch geotropisch reagirt (vgl. II, p. 562). Uebrigens sind auch die Seitenäste verschiedener Bäume und Sträucher in untergeordneter Weise heliotropisch (II, § 131). Dasselbe ist der Fall bei verschiedenen, oberirdischen Ausläufern, deren Orientirung vielfach durch eine mit der Lichtsteigerung veränderliche geotropische Reaction erzielt wird (II, § 131).

Die Wurzeln, welche normalerweise in der Erde wachsen, sind in der Regel nicht oder nur schwach negativ (Sinapis alba, Lepidium sativum, Helianthus annuus etc.) oder positiv (Allium sativum, Hyacinthus orientalis etc.) heliotropisch[4]).

Zahlreiche Beispiele für den Heliotropismus chlorophyllfreier Organe liefern die Pilze. So sind z. B. die Hutstiele von Coprinus stercorarius[5]) und niveus[6]), die Stiele von Peziza Fuckeliana[7]), die Perithecien von Sordaria fimiseda[8]), die

---

1) Einzelne Thatsachen über Stengel und andere Organe, sowie Literaturangaben bei J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich I, 1878; II, 1880 Separat. a. Denkschrift d. Wien. Acad. Bd. 39). Weitere Thatsachen in der in diesem Paragraphen und in der § 131, 132 citirten Literatur. Ueber den Heliotropismus der Keimlinge von Gramineen vgl. Bd. II, § 120.

2) Dutrochet, Annal. d. scienc. natur. 1833, Bd. 29, p. 413; Wiesner, l. c. 1880, II, p. 76; H. Müller, Flora 1876, p. 93; A. F. W. Schimper, Bot. Centralbl. 1884, Bd. 17, p. 274; Die epiphytische Vegetation Amerikas 1888, p. 53; Went, Annal. d. Jardin. Botan. d. Buitenzorg 1894, Bd. 12, p. 24. (J. Massart, Sur l'irritabilité d. plantes superieures 1902, p. 60. Ficus.)

3) Dutrochet, Rech. s. l. structure intime etc. 1824, p. 115; Wiesner, Sitzgsb. d. Wiener Akad. 1894, Bd. 103, Abth. 1, p. 436. — Keeble, Transact. of the Linnean Soc. 1896, p. 112 (Loranthus).

4) Literatur und zahlreiche Beobachtungen bei Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 79. — Ferner F. G. Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 26.

5) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 96.

6) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289; Wiesner, l. c. 1880, II, p. 89.

7) G. Winter, Botan. Zeit. 1874, p. 1.

8) De Bary und Woronin, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze 1870, III. Reihe, p. 10.

Perithecienträger von Claviceps microcephala[1]) positiv heliotropisch. Ebenso verhalten sich die Sporangiumträger von Phycomyces nitens, Mucor mucedo, Pilobolus crystallinus und verschiedener einzelliger Mucorineen[2]). Bei diesen, wie überhaupt bei vielen Pilzen, scheint das auf und in dem Substrat befindliche Mycelium nicht oder nur wenig heliotropisch empfindlich zu sein. Wohl aber sind die Rhizoiden von Marchantia[3]), der Prothallien von Farnen[4] und Equisetum[5]) Beispiele für einzellige Objecte, welche schon bei mässiger Beleuchtung eine negativ heliotropische Reaction ausführen, die bei dem Sporangiumträger von Phycomyces und bei Vaucheria erst bei hoher Lichtintensität eintritt (II, p. 573). Wie Vaucheria verhalten sich z. B. auch die einzelligen Schläuche von Caulerpa und Bryopsis[6]), sowie die Internodien von Nitella und Chara[7]), bei gewöhnlicher Beleuchtung positiv heliotropisch. Ueberhaupt ist öfters bei Algen, die zum Theil nicht auf hohe Lichtintensität gestimmt sind, die Befähigung zu heliotropischen Orientirungsbewegungen vorhanden[8]).

Ohne Frage wird auch der heliotropische Reactionserfolg (die heliotropische Stimmung) mit der Entwickelung und durch die Aussenbedingungen vielfach in mehr oder weniger hohem Grade modificirt (II, § 121, 122, 131, 132; über Schwärmzellen vgl. II, § 142). Weitgehend geschieht das bei den Blüthenstielen von Linaria cymbalaria, die zur Blüthezeit positiv heliotropisch sind, weiterhin aber durch die Gewinnung von negativem Heliotropismus die heranreifende Kapsel gegen die Mauer und in die Mauerspalten führen[9]). Ferner verhalten sich die

---

1) G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 505; Duchartre, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 779.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289; Vines, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, p. 133; Wiesner, l. c. II, p. 85; K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens 1901. — Wenn Pilobolus während der Entwickelung durch einseitige Beleuchtung heliotropisch gerichtet wird, so werden die geradlinig abgeschleuderten Sporangien (Bd. II, p. 542) nach der Lichtquelle hin fliegen und demgemäss in entsprechender Weise an einer vorgestellten Glasplatte sich ansammeln. Noll, Flora 1893, p. 32. — Weitere Angaben in der citirten Lit., sowie ferner z. B. bei Sorokin, Botan. Jahresber. 1874, p. 214; Fischer v. Waldheim, ebenda 1875, p. 779; Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze Hft. III, VI, VII; Zopf, Pilze 1890, p. 204; Elfving, Einwirkung d. Lichtes auf Pilze 1890, p. 19; Eidam, Cohn's Beiträge zur Biologie 1886, Bd. 4, p. 212; Klebs, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 55 (Sporodinia); F. W. Neger, Flora 1902, p. 228 (Erysiphe).

3) Pfeffer, Arbeit. d. Botan. Instit. in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 88.

4) Leitgeb, Studien über d. Entwickelung d. Farne 1879, p. 7 (Sep. a. Sitzungsb. d. Wien. Acad. Bd. 80, Abth. 1); Prantl, Flora 1879, p. 679.

5) Stahl, Ber. d. botan. Gesellsch. 1885, p. 338; O. Buchtien, Bibliotheca botanica 1887, Hft. 8, p. 28.

6) Klemm, Flora 1893, p. 472; Noll, Arb. d. botan. Instit. in Würzburg 1888, p. 467 (vgl. auch dieses Buch Bd. II, p. 189).

7) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289; J. Richter, Flora 1894, p. 400.

8) Vgl. z. B. Oltmanns, l. c., und Berthold, Jahrb. f. wiss. Botan. 1882, Bd. 13, p. 573, 581; E. Winkler, Krümmungsbewegungen von Spirogyra 1902, p. 20.

9) Hofmeister, l. c. p. 292. Nach Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen II, p. 72) verhalten sich ähnlich die Blüthen-, bezw. Fruchtstiele von Helianthemum vulgare. — Ferner sind z. B. nach Oltmanns (Flora 1897, p. 7) die älteren Sporangienträger von Phycomyces nitens auf geringere Lichtintensität gestimmt und reagiren demgemäss schon negativ heliotropisch bei einer Beleuchtung, bei welcher junge Sporangienträger sich mehr oder weniger positiv heliotropisch verhalten.

jugendlichen Internodien von Tropaeolum majus[1]) und von verschiedenen Pflanzen positiv heliotropisch (oder indifferent) gegenüber einer einseitigen Beleuchtung, bei welcher die älteren Internodien eine positiv oder negativ klinotrope Gleichgewichtslage annehmen. Gemäss unserer Definition (II, p. 547) sprechen wir einen solchen Vorgang als eine heliotropische Reaction auch dann an, wenn die Verschiebung der heliotropischen Gleichgewichtslage durch das Hinzukommen einer dorsiventralen Induction oder durch andere, von der einseitigen Beleuchtung abhängige Processe und Combinationen bedingt ist. Demgemäss wird auch bei dem Epheu etc. durch den Uebergang der älter werdenden Internodien in die klinotrope Lichtlage eine Modification der heliotropischen Reactionsfähigkeit angezeigt (vgl. II, § 131). Da aber ein solcher Wechsel der Gleichgewichtslage ebenfalls durch die Modification anderer Eigenschaften herbeigeführt werden kann, so lässt sich immer nur empirisch entscheiden, ob und in wie weit ein bestimmter Erfolg durch die Veränderung der heliotropischen Eigenschaften verursacht wird. In dieser Hinsicht sind aber kritische Untersuchungen nur bei einzelnen Objecten ausgeführt (Näheres vgl. II, § 131, 132).

§ 113. Heliotropische Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge.

Es wurde schon früher (II, § 27) hervorgehoben, dass bei den heliotropischen, sowie bei anderen photischen Wachsthums-, Bildungs- und Bewegungsprocessen die stärker brechbaren Strahlen am wirksamsten zu sein pflegen. Demgemäss tritt hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak, welche die blauen und violetten Strahlen passiren lässt (vgl. II, p. 336), die heliotropische Krümmung gewöhnlich fast ebenso schnell ein, wie im gemischten Lichte, während hinter einer Lösung von Kaliumbichromat, welche nur die minder brechbaren Strahlen durchlässt, gewöhnlich ein geringerer oder auch kein heliotropischer Effect zu bemerken ist (über die phototactische Wirkung vgl. II, § 145).

In dieser Weise verhalten sich positiv und negativ[2]) heliotropische, grüne und chlorophyllfreie, vielzellige und einzellige Objecte. Jedoch fällt die Curve der relativen Wirksamkeit nicht bei allen Pflanzen identisch aus. Nach G. Kraus[3]) reagiren sogar die positiv phototropischen Perithecienträger von Claviceps microcephala hinter Kaliumbichromatlösung fast ebenso schnell, wie hinter

---

1) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 41; Arbeit. d. botan. Instit. zu Würzburg 1879, Bd. 2, p. 271.

2) Ueber negativ heliotropische Organe vgl. Wolkoff, mitgetheilt bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 299 (Luftwurzeln); Sachs, Lehrbuch IV. Aufl., p. 810 (Epheu); G. Kraus, Botan. Ztg. 1876, p. 505 (Luftwurzeln); Prantl, Bot. Ztg. 1879 p. 699 (Rhizoiden von Farnprothallien); Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, I, p. 53. — Die Angaben Sorokin's (Botan. Jahresber. 1874, p. 214), nach denen Mucor mucedo und einige andere Pilze im blauen Lichte (Kupferoxydammoniak) positiv, im gelben Lichte (Kaliumbichromat) negativ heliotropisch reagiren sollen, ist nach den Versuchen anderer Forscher nicht zutreffend. (Vgl. z. B. Wiesner, l. c. II, p. 88.)

3) G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 505.

Kupferoxydammoniak. Aehnlich scheint sich nach Brefeld[1]) Pilobolus microsporus zu verhalten. Auch auf den Sporangiumträger von Pilobolus crystallinus[2]) übt das gelbrothe Lichtgemisch eine ansehnliche Wirkung aus, wenn auch eine minder starke, als die stärker brechbare Spectralhälfte. Derartige specifische Verschiedenheiten sind auch für andere Wachsthums- und Bewegungsvorgänge bekannt, und es wurde bereits (II, § 27) betont, dass die Spectralcurve für diese Functionen nicht in allen Fällen mit der Curve der heliotropischen Reaction übereinstimmen muss. Eine solche Differenz wird z. B. dadurch angezeigt, dass sich Pilobolus und Coprinus stercorarius im gelbrothen Licht in Bezug auf Etiolement und formative Thätigkeit wie im Dunkeln verhalten (II, p. 120), während sie auch in diesen Strahlen stark heliotropisch reagiren. Dagegen haben bei den Peritheciumträgern von Claviceps microcephala die gelbrothen Strahlen nicht nur in Bezug auf den Heliotropismus, sondern auch in Bezug auf das Etiolement (II, p. 118) annähernd dieselbe Wirkung, wie die stärker brechbare Spectralhälfte.

In den meisten Fällen fällt nach Wiesner[3]) die Curve für die phototropische Wirksamkeit der Spectralbezirke im näheren so aus, dass das Hauptmaximum der heliotropischen Wirkung zwischen Ultraviolett und Violett zu liegen kommt. Von hier ab sinkt die (nach der Krümmungsschnelligkeit bemessene) heliotropische Wirkung allmählich bis zum Grün, wird im Gelb Null[4]), beginnt dann wieder im Orange und steigt bis zu dem zweiten, kleineren Maximum im Ultraroth[5]). So ist es begreiflich, dass bei Abschwächung der Lichtquelle, oder bei Verwendung von wenig sensibeln Pflanzen, eine merkliche Reaction nur in den stärker brechbaren Strahlen eintritt. Jedoch ist es auch möglich, dass es Organe giebt, bei welchen nur die stärker brechbaren Strahlen eine heliotropische Reaction auszulösen vermögen.

Es kann hier nicht näher auf die Untersuchungen eingegangen werden, die von verschiedenen Forschern[6]) in Bezug auf die heliotropische Wirkung der verschiedenartigen Lichtstrahlen ausgeführt wurden. Bemerkt sei nur, dass

---

1) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1881, Heft 4, p. 77; Fr. Gräntz, Ueber d. Einfluss d. Lichtes auf d. Entwickelung einiger Pilze 1898, p. 18.

2) Wiesner, l. c. II, p. 88.

3) Wiesner, l. c. I, p. 50.

4) Es ist beachtenswerth, dass die gelben Strahlen einen gewissen Einfluss auf die Zuwachsbewegung ausüben. Vgl. Wiesner, l. c. II, p. 11; ferner dieses Buch II, § 27, wo auch die besondere Beeinflussung durch grüne Strahlen discutirt ist.

5) Nach Wiesner (l. c. I, p. 46) wirken auch die ultrarothen Strahlen, welche eine Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff durchlässt. Ueber Thermotropismus vgl. dieses Buch Bd. II, § 114.

6) Poggioli (1817); Zantedeschi, Bot. Ztg. 1843, p. 620; Payer, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 99; Dutrochet, ebenda 1843, II. sér., Bd. 20, p. 329; Gardner, London Edinburgh and Dublin Philosophical Magazine 1844, Bd. 24, p. 7; Guillemin, Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV. sér., Bd. 7, p. 154; Sachs, Bot. Ztg. 1864, p. 361; N. J. C. Müller, Botan. Untersuch. 1872, Bd. I, p. 57; G. Kraus 1876, l. c.; Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 44; 1880, II, p. 10, 87, 89, sowie die citirten neueren Arbeiten. Die Literatur ist ausführlich behandelt bei Wiesner (l. c.). — Ueber Methodik vgl. Wiesner, sowie dieses Buch Bd. I, p. 335.

bereits Guillemin (l. c.) mit viel Umsicht operirte und auch darauf hinwies, dass sich in Folge der verschiedenen Absorption und Dispersion der Strahlen die Lage der heliotropischen Maxima verschiebt, je nachdem Prismen aus Quarz, Steinsalz oder Flintglas verwandt werden. Aus diesen und anderen Gründen ist es begreiflich, dass die von Guillemin, Wiesner und anderen Forschern gefundenen Curven nicht immer völlig übereinstimmen. Dass Sachs (l. c.) hinter Kaliumbichromatlösung keine heliotropische Wirkung beobachtete, dürfte durch die Eigenschaften der angewandten Objecte oder durch eine zu geringe Intensität der Beleuchtung verursacht worden sein. Uebrigens wird nach Wiesner (l. c. p. 50) die heliotropische Wirkung der rothen und orangen Strahlen durch die Beimischung der gelben Strahlen geschwächt. Ferner ist es leicht zu verstehen, dass sich die Pflanzen, wie Gardner, Guillemin und Wiesner (l. c. I, p. 51) beobachteten, nicht genau in der Ebene der Strahlen, sondern etwas seitlich, nach den wirksameren Spectralbezirken hin krümmen.

Polarisirtes Licht wirkt nach Guillemin[1]) und Askenasy[2]) ebenso wie gewöhnliches Licht.

Wie schon II, p. 121 betont wurde, ist aber nicht nur die physiologische Wirkung der für unser Auge sichtbaren, sondern die aller übrigen Arten von Strahlen zu beachten. Thatsächlich kommt den unsichtbaren ultravioletten Strahlen eine ansehnliche und den ultrarothen Strahlen eine schwächere phototropistische Wirkung zu. Für die **Röntgenstrahlen** sind gewisse physiologische Einflüsse, besonders schädliche bekannt[3]). Eine tropistische Wirkung vermochte aber Schober an Keimlingen nicht zu erzielen, während Paramaecium und Daphnien nach H. Joseph und S. Prowazek (l. c. p. 152) negativ tactisch reagiren. — Für die **Becquerel-** und **Radiumstrahlen,** die ebenfalls einen gewissen, speciell einen schädigenden Einfluss auszuüben vermögen[4]), sind bis dahin keine tropistischen Wirkungen nachgewiesen.

§ 114. Thermotropismus.

Ausser durch die ultrarothen Strahlen, die im Spectrum sich an die sichtbaren rothen Strahlen anschliessen (vgl. II, p. 578), wird bei einigen Objecten auch durch die Wärmestrahlen grösserer Wellenlänge, überhaupt durch Temperaturdifferenzen, eine tropistische Reizung (ein Thermotropismus) ausgelöst. Soweit die vorliegenden Untersuchungen ein Urtheil gestatten, ist aber ein ausgesprochener Thermotropismus nicht sehr verbreitet, und es ist auch ökologisch verständlich, dass bei den festgewurzelten und selbst bei den freibeweglichen Pflanzen (vgl. II, § 143) eine thermotropische Reaction im allgemeinen in untergeordneter Weise zu Orientirungszwecken ausgebildet und nutzbar gemacht ist.

---

1) Guillemin, l. c. p. 172.

2) Askenasy, Bot. Ztg. 1874, p. 237.

3) Vgl. die in diesem Band, p. 121 cit. Literatur. Ferner H. Seckt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 87; H. Joseph u. S. Prowazek, Zeitschrift f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. I, p. 143.

4) Eine Zusammenfassung, was über diese Strahlen bekannt ist, bei K. Hoffmann, Die radioaktiven Stoffe 1903. Auf p. 21 ist auch erwähnt, was man über die physiologische Wirkung dieser Strahlen weiss. G. Bohn, Compt. rendus 1903, Bd. 136, p. 1012.

Eine thermotropische Wirkung der von einer heissen Eisenplatte ausgehenden Strahlen wurde von Wortmann[1]) für die Keimlinge von Lepidium sativum und Zea mays nachgewiesen und ebenso für den Sporangiumträger von Phycomyces angenommen. Steyer[2]) hat aber gezeigt, dass dieser Sporangiumträger factisch nicht thermotropisch reagirt, und dass die von Wortmann beobachteten Krümmungen auf anderen Ursachen, vielleicht auf einem heliotropischen Einfluss beruhen. Durch Nebenumstände wurde vielleicht auch bewirkt, dass Wortmann (l. c.) an dem oberirdischen Theile des Maiskeimlings positiven, an dem heliotropisch sensibleren Keimstengel von Lepidium sativum negativen Thermotropismus beobachtete, während Steyer (l. c.) bei beiden Objecten nur positiven Thermotropismus fand.

Späterhin arbeitete Wortmann[3]) mit Keimwurzeln, die sich in einem Zinkkasten in Sägespänen befanden, in welchen ein Temperaturabfall dadurch hergestellt war, dass die eine Seitenwand des Kastens auf höherer, die opponirte Seitenwand auf niederer Temperatur gehalten wurde. Hierbei ergab sich, dass die Wurzeln von Ervum lens bei 27 C., die Wurzeln von Pisum sativum bei 32—33 C. nicht aus ihrer verticalen Lage abgelenkt wurden, sich also diatropisch verhielten. Wurden aber die Wurzeln durch Annäherung an die heisse Seitenwand in eine wärmere Zone gebracht, so erfolgte eine von der Wärmequelle abgewandte, also eine negative, bei der Versetzung in eine kühlere Region der Sägespäne dagegen eine positive thermotropische Krümmung. Nach den Untersuchungen von Klercker[4]) scheint es aber auch Wurzeln zu geben, die nur negativ thermotropisch reagiren. Ferner beobachtete Vöchting[5]) einen positiven Thermotropismus an den stark thermonastisch (II, p. 495) reagirenden Blüthenstielen von Anemone stellata.

Aus der geringfügigen Temperaturdifferenz der opponirten Flanken, sowie aus der sowohl positiven als negativen Richtung der Bewegung u. s. w. ergiebt sich ohne weiteres, dass die hier besprochenen Krümmungen nicht dadurch zu Stande kommen, dass die eine Flanke des reagirenden Organes schneller wächst, weil sie höher temperirt ist. Da nach Wortmann (l. c. p. 232) auch die decapitirten Wurzeln thermotropisch reagiren, während der hydrotropische Reiz nur von der Wurzelspitze percipirt wird (II, § 120), so kann es sich bei den Wurzeln nicht um eine hydrotropische Reaction handeln. Ohnehin ist nicht anzunehmen, dass die ein wenig wärmere Flanke einer Wurzel bei dem Aufenthalt in feuchten Sägespänen in nennenswerther Weise stärker transpirirt, während bei den in Luft befindlichen und einseitig bestrahlten Objecten die Transpirationsdifferenz sehr wohl die nähere Ursache einer tropistischen Reizung sein könnte (II, § 116). Ohnehin ist noch nicht entschieden, ob, abgesehen von der Transpiration, die durch Wärmeleitung oder Wärmestrahlung hergestellte Differenz in gleicher oder verschiedener Weise als Reiz empfunden wird. Jedenfalls wird man gut thun, alle durch eine Temperaturdifferenz veranlassten Krümmungsreactionen als Thermotropismus zusammenzufassen. Nöthigenfalls würde man dann eine speciell durch zugeleitete Wärme erzielte Reaction mit Klercker (l. c. p. 767) als Caloritropismus bezeichnen können.

---

1) Wortmann, Bot. Zeitung 1883, p. 457.
2) K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens 1901, p. 10, 20.
3) Wortmann, Bot. Ztg. 1885, p. 193.
4) J. af Klercker, Die caloritropischen Erscheinungen bei einigen Keimwurzeln 1891. (Sep. a. Öfversigt af K. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar Nr. 10.)
5) Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 269.

§ 115. Chemotropismus und Osmotropismus.

Chemische Reize, die, wie schon hervorgehoben wurde (II, p. 223), in dem vitalen Getriebe eine sehr hervorragende Rolle spielen, sind auch nicht selten zur Erzielung tropistischer Orientirungsbewegungen nutzbar gemacht. Da diese Reactionsfähigkeit aber besonders bei den freibeweglichen Organismen ausgebildet und studirt ist, so werden wir uns an dieser Stelle, unter Bezugnahme auf II, § 149—151, darauf beschränken, die allgemeinen Erfahrungen über das Vorkommen von chemotropischen Krümmungsbewegungen mitzutheilen.

Naturgemäss fassen wir unter Chemotropismus alle Orientirungsbewegungen zusammen, die von einem Stoffe vermöge seiner chemischen Qualität und der Concentrationsdifferenz ausgelöst werden. Analog wie bei dem vom Licht abhängigen Phototropismus wird dann in Bezug auf den Ausgangspunkt der Diffusion (in Bezug auf das Concentrationsgefälle) und die Diffusionsrichtung positiver, negativer, transversaler Chemotropismus unterschieden[1]). Auch wird, ebenso wie bei dem Lichte (II, § 110), zuweilen schon durch die geringste wirksame Concentration negativer Chemotropismus ausgelöst, während in manchen anderen Fällen die positive Reaction durch die Steigerung der Concentration in eine negative (bezw. plagiotrope) chemotropische Bewegungs- und Gleichgewichtslage übergeführt wird.

Mit Zunahme der Concentration wird aber zugleich die osmotische Wirkung gesteigert, und sofern durch diese eine tropistische Reizung bewirkt wird, liegt eine osmotropische (tonotropische)[2]) Reaction vor. Eine solche Reactionsfähigkeit ist in der That vielfach ausgebildet, und zwar ist bis dahin nur negativer Osmotropismus nachgewiesen, der zumeist erst bei etwas höherer Concentration bemerklich wird. Indess ist es sehr wohl möglich, dass es auch positiven Osmotropismus giebt[3]).

Da die osmotropische Reizung nicht von der chemischen Qualität, sondern von der osmotischen Wirkung abhängt, so muss ein jeder Körper nach Maassgabe seiner osmotischen Leistung wirken (Bd. I, p. 128), sofern nicht die Reizperception oder Reizreaction durch besondere Verhältnisse aufgehoben oder sistirt werden[4]). Dagegen wird die chemotropische Reizung durch die chemische Qualität des Stoffes bestimmt, und von isosmotischen Lösungen wirken also nur diejenigen, welche einen Stoff enthalten, der von dem Organismus als tropistischer Reiz empfunden wird. Ebenso wie der Geruchs- und Geschmackssinn bei den Thieren, so ist auch bei den Pflanzen die chemotropische Sensibilität in einer

---

1) Ueber die durch Schreckbewegungen erzielten Ansammlungen (Phobochemotaxis) vgl. II, § 142, 149.

2) Mit Rothert (Flora 1901, p. 408 Anm.) gebe ich den Bezeichnungen Osmotropismus und Osmotaxis gegenüber der von Massart (1889) benutzten »Tonotaxis« den Vorzug. — Da es sich nicht allein um Lockung durch Nahrung handelt, und durchaus nicht alle Nährstoffe chemotropisch wirksam sind, so erscheint der von Stahl (Bot. Ztg. 1884, p. 165) benutzte Ausdruck Trophotropismus nicht geeignet.

3) Vgl. übrigens Rothert, l. c. p. 403, Anm., u. dieses Buch, Bd. II, § 149—151.

4) Vgl. auch Rothert, Flora 1901, p. 413, u. diesen Bd. II, § 149—151.

specifisch verschiedenen Weise ausgebildet. So ist es zu verstehen, dass ein bestimmter Körper für den einen Organismus ein ausgezeichnetes Chemotropicum, für den anderen keines ist, dass ferner z. B. mit der Reizbarkeit durch Sauerstoff die Reizbarkeit durch Pepton oder andere Stoffe verknüpft sein kann, aber nicht verknüpft sein muss, dass ein Organismus (oder ein Organ) nur durch einen oder wenige, ein anderer Organismus, wenn auch in einem verschiedenen Grade, durch zahlreiche Stoffe chemotropisch gereizt wird (Beispiele vgl. II, § 149). Dabei kann der Reizwerth ähnlich constituirter Stoffe verschieden und der chemisch differenter Stoffe ähnlich sein (vgl. II, § 150). Sofern aber z. B. die physiologische Reizung von dem Säure- oder Alkalicharacter abhängt, ist in gleichem Sinne, wie in Bezug auf die Giftwirkung (II, p. 351), zu erwarten, dass der relative Reizwerth äquimolecularer Lösungen zunächst durch den Dissociationsgrad bestimmt wird[1]).

In den chemotropischen und osmotropischen Reactionen kommt der Erfolg specifischer Sensibilitäten zum Ausdruck, die ebenso wie die geotropische und heliotropische Sensibilität getrennt und vereint ausgebildet sein können. Im letzteren Falle ergiebt sich der Erfolg aus dem Zusammenwirken von Chemotropismus und Osmotropismus, wenn die Reizwirkung durch die Steigerung der Concentration des Chemotropicums, oder, bei Constanz desselben, durch den Zusatz eines osmotropisch, aber nicht chemotropisch wirksamen Körpers hergestellt wird. Da aber die Reizwirkung in keinem einfachen Verhältniss zur Concentration (Reizanstoss) steht (II, § 124), da ferner bei dem Zusammengreifen von zwei verschiedenen Reizungen durch Stimmungswechsel u. s. w. verwickelte Verhältnisse geschaffen werden (II, p. 121, 122), so lässt sich z. B. nicht ohne weiteres sagen, in welchem Grade chemotropische und osmotropische Wirkungen betheiligt sind, wenn durch die Steigerung der Concentration des Chemotropicums die Ueberführung der positiv tropistischen in eine negativ tropistische Gleichgewichtslage bewirkt wird. Wenn allerdings der Organismus nicht osmotropisch reagirt, oder wenn die fragliche Wendung schon bei einer Concentration des Chemotropicums eintritt, bei welcher in dem zugleich osmotropisch empfindlichen Organe durch isosmotische Lösungen anderer (nicht chemotropisch wirkender) Stoffe keine tropistische Reaction ausgelöst wird, so ist es klar, dass die Verschiebung der Gleichgewichtslage durch die chemotropische Reaction bedingt ist. Erfolgt aber die chemotropische Reizung erst bei höherer Concentration, so kommt sie bei einem zugleich osmotropisch empfindlichen Objecte immer nur im Vereine mit dem Osmotropismus zur Geltung. Durch eine solche Combination kann, wie auch durch verschiedene andere Umstände, bewirkt werden, dass die isosmotischen Lösungen differenter Körper eine mehr oder weniger verschiedene Reizwirkung ausüben.

Wie schon bemerkt, ist die chemotropische und osmotropische Befähigung

1) Es ist natürlich nichts dagegen einzuwenden, wenn man den durch Alkalien oder Säuren bewirkten Chemotropismus im näheren als Alcalio- oder Oxytropismus (Massart, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 22), die durch Sauerstoff verursachte Reizung als Oxygenotropismus (Herbst, Biolog. Centralbl. 1894, p. 694) oder Aerotropismus (Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1884, Bd. 90, I, p. 111) bezeichnen will. Indess ist es sicher nicht zweckmässig, in analoger Weise für jeden besondern Reizstoff eine besondere Bezeichnung zu bilden.

besonders bei freibeweglichen Organismen ausgebildet, die öfters durch solche Reizungen zur Nahrung oder zur Stätte ihres Wirkens geführt oder vor dem Eindringen in ungünstige oder schädigende Medien bewahrt werden (II, § 149). In gleichem Sinne sind auch die chemotropischen und osmotropischen Krümmungsreactionen vortheilhaft, welche von dem Mycelium verschiedener Schimmelpilze und wohl auch von dem verschiedener anderer Pilze ausgeführt werden. Ferner spielen chemotropische Reize bei der Leitung des Pollenschlauches zu den und in die Samenknospen eine Rolle. Auch dürften chemische Reize bei der Lenkung der Antheridienschläuche zu den Oogonien von Saprolegnia[1]), bei der Lenkung der Befruchtungsschläuche von Dudresnaya[2]), sowie bei der Production und Lenkung der Befruchtungsschläuche der Conjugaten[3]) betheiligt sein. Ferner ist schon (II, p. 218) bemerkt worden, dass vermuthlich chemotropische Reize bei der Zusammenführung von Pilzfäden und bei der Herstellung und Erhaltung gewisser symbiotischen Vereinigungen wirksam sind.

Da chemotropische und osmotropische Reize nicht wohl geeignet sind, um unter den normalen Vegetationsbedingungen oberirdische Sprosse und Blätter in eine zweckentsprechende Lage zu führen, so ist es nicht auffallend, dass diesen Organen eine chemotropische Reizbarkeit gewöhnlich zu fehlen scheint. Diese Sensibilität ist indess, soweit sich beurtheilen lässt, auch bei den Wurzeln nur in untergeordneter Weise ausgebildet. Für diese Organe ist bis dahin nur ein gewisser Aerotropismus und ein Wegkrümmen von schädlichen Gasen bekannt, während sie durch Nährlösungen oder concentrirte Salzlösungen anscheinend nicht chemotropisch gereizt werden.

Nachdem Engelmann[4]) die chemotactische Reizung von Bacterien durch Sauerstoff entdeckt hatte, wurde von mir[5]) die specifisch differente chemotactische, sowie die von der Concentration abhängige (physikalische) Reizbarkeit verschiedener locomotorischer Organismen näher verfolgt und aufgeklärt. Bald nach meiner ersten Publication erschien eine Arbeit von Stahl[6]), in der die chemotropische Reizbarkeit der Plasmodien von Myxomyceten erwiesen wurde. Weiterhin zeigte Massart[7]) im näheren, dass die von der chemischen Qualität unabhängige, repulsive Wirkung von Lösungen im allgemeinen von der osmotischen Leistung abhängt. Im Anschluss an diese Studien wurden dann ziemlich zahlreiche Untersuchungen über die Chemotaxis freibeweglicher vegetabilischer

---

1) de Bary, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze 1881, IV. Reihe, p. 85, 90. Vgl. Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 469, u. M. Miyoshi, Bot. Ztg. 1894, p. 1.

2) G. Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 282.

3) Overton, Bericht. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1888, p. 68; Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1890, Bd. 49, Abth. 1, p. 390.

4) Engelmann, Botan. Zeitung 1881, p. 440; Pflüger's Archiv f. Physiologie 1881, Bd. 25, p. 285; 1881, Bd. 26, p. 541.

5) Pfeffer, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1883, p. 524; Untersuch. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 363; 1888, Bd. 2, p. 582. An dieser Stelle (1884, Bd. 1, p. 365, 469) ist auch auf Thatsachen hingewiesen, welche die Existenz von chemotropischen Krümmungsreactionen vermuthen liessen.

6) Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 155.

7) J. Massart, Archiv d. Biologie 1889, Bd. 9, p. 515. — Näheres über die repulsiven Wirkungen bei locomotorischen Organismen siehe Bd. II, § 149—151.

und animalischer Organismen angestellt (vgl. II, § 144—151). Auch wurden fernerhin die chemotropischen Krümmungsbewegungen der Pilzfäden und Pollenschläuche in meinem Laboratorium von Miyoshi[1]) untersucht, nachdem zuvor Molisch[2]) das Hinkrümmen der Pollenschläuche zu den Narben als eine chemotropische Reizung angesprochen hatte. Von diesem Forscher[3]) wurden schon früher die aerotropischen Krümmungen der Wurzeln verfolgt.

Zum Nachweis des Chemotropismus von Pilzhyphen und Pollenschläuchen säte Miyoshi (l. c.) auf die Unterseite der Blätter von Tradescantia discolor etc. Pilzsporen oder Pollenkörner aus, nachdem er die Blätter zuvor mit Wasser oder mit Lösungen des zu prüfenden Stoffes injicirt hatte. Sofern mit einem Reizstoff injicirt worden war, wurden die Keimschläuche durch den positiven Chemotropismus in die Spaltöffnungen gelenkt (Fig. 66), während sie ausserdem ohne Ablenkung über die Spaltöffnungen hinwegwuchsen. Dasselbe Resultat erhält man, wenn man in die abgezogene und ausgewaschene Epidermis der Zwiebelschalen oder in Glimmerblättchen mittelst einer Nadelspitze Löcher bohrt und diese Objecte auf eine Gelatinemasse legt, die mit dem zu prüfenden Stoffe versetzt ist. Bringt man eine solche Gelatine in eine Glascapillare und schiebt diese in die Nähe eines schnell wachsenden Schlauches, so erhält man bei Verwendung eines Reizstoffes ebenfalls eine chemotropische Ablenkung. (Ueber die Behandlung freibeweglicher Organismen vgl. II, § 149.)

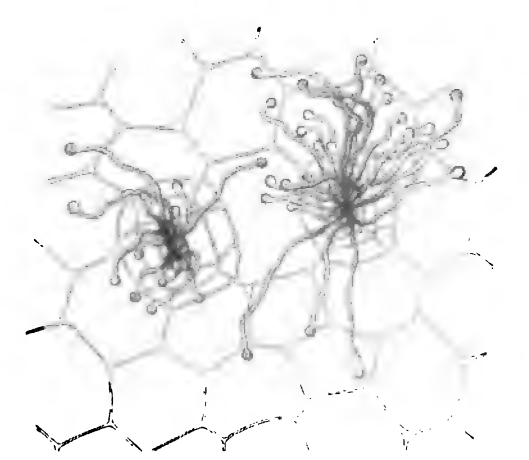


Fig. 66. Ein Stück der Epidermis von der Unterseite des Blattes von Tradescantia discolor, das mit Rohrzucker injicirt war. Man sieht, dass die Keimschläuche von Penicillium glaucum nach den Spaltöffnungen hinwuchsen und theilweise in diese eindrangen.

Nach den Versuchen Miyoshi's sind für Penicillium glaucum, Aspergillus niger, Mucor mucedo, Saprolegnia ferax etc. Phosphate und Ammoniaksalze, demgemäss auch Fleischextract, sehr gute Reizstoffe, die z. Th. schon in 0,01 Proc. Lösung eine merkliche positiv chemotropische Reaction verursachen. Nicht ganz so gut reizen Rohrzucker, Traubenzucker und Dextrin, die besonders auf Saprolegnia verhältnissmässig schwach wirken. Dagegen üben Glycerin und die gut ernährende Chinasäure (I, § 66) keinen oder nur einen geringen chemotropischen Reiz aus. Die Pollenschläuche verhalten sich nach Miyoshi (l. c. p. 25) insofern verschieden, als zwar Rohrzucker, Traubenzucker und Dextrin ausgezeichnete Reizstoffe sind, Ammonphosphat, Pepton und Fleischextract aber nicht positiv chemotropisch wirken. Allerdings scheint dieses nicht allgemein oder nicht unter allen Umständen der Fall zu sein, da sich in den Versuchen Lidforss'[4]) Eiweissstoffe und Diastase als gute Chemotropica erwiesen.

1) M. Miyoshi, Bot. Ztg. 1894, p. 1; Flora 1894, p. 76.

2) H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1893, Bd. 102, Abth. 1, p. 423; Vorläufige Mittheilung in Sitzungsanzeiger d. Wiener Akad. 17. Januar 1889.

3) H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1884, Abth. 1, p. 111.

4) Lidforss, Bericht d. botan. Gesellsch. 1899, p. 236.

Im allgemeinen sind die obengenannten Stoffe auch Reizmittel für Bacterien (II, § 149), die aber z. B. auch durch Kaliumnitrat und Natriumchlorid angelockt werden, welche bei Pilzfäden und Pollenschläuchen keine chemotropischen Reactionen hervorzurufen scheinen. Diese Objecte haben aber mit den Bacterien das gemeinsam, dass Salzsäure und andere Säuren schon in verdünnter Lösung, also durch chemische Reizung, eine negativ gerichtete Bewegung (bezw. Ansammlung) veranlassen, die bei hoher Concentration durch die verschiedensten Stoffe, also durch Osmotropismus, verursacht wird (Miyoshi, l. c.). Ueber das abweichende Verhalten von Glycerin vgl. II, § 149.

In welchem Sinne chemotropische Reize dahin wirken, dass Pilze zum Durchbohren von Wandungen veranlasst werden, wurde Bd. I, p. 361 erörtert, wo auch hervorgehoben ist, dass in dem Eindringen und sich Behaupten der Parasiten ein complicirtes Problem vorliegt[1]). Das gilt ebenso für die Leitung der Pollenschläuche, die nach Miyoshi[2]) etwa in folgender Weise erzielt werden dürfte. Nachdem das Eindringen in die Narbe durch chemotropische Reizung, in Verbindung mit negativem Hydrotropismus (vielleicht z. Th. auch unter Mitwirkung von Aerotropismus und anderen Reizen), veranlasst ist, scheint der Pollenschlauch in dem Leitgewebe ohne chemotropische Wirkung bis zu der Fruchtknotenhöhle geführt zu werden. Indem sich hierbei der Pollenschlauch aus der Zuckerlösung, überhaupt aus der Reizflüssigkeit herausarbeitet, kann seine fortwachsende Spitze wiederum durch eine verdünnte Lösung der Reizstoffe positiv chemotropisch gereizt und auf diese Weise in die Mikropyle gelenkt werden. Denn diese Lenkung erfolgt augenscheinlich durch ein Secret, da die Pollenschläuche auch bei Verwendung isolirter Samenknospen in die Mikropyle eindringen, wenn diese mit Zucker injicirt ist, während das Eindringen nicht erfolgt, wenn zur Injection eine Lösung verwandt ist, die nicht chemotropisch wirkt. Natürlich unterbleibt das Eindringen auch dann, wenn die tropistische Reizung durch Einlegen der Samenknospen in Zuckerlösung unmöglich gemacht wird (über diese Beziehungen vgl. II, § 124).

Aerotropismus. Nach L. Celakovsky[3]) krümmt sich Dictyuchus monosporus nach dem sauerstoffreicheren, nach Molisch[4]) krümmen sich gewisse Pollenschläuche nach dem sauerstoffärmeren Wasser hin. Ferner krümmen sich nach Molisch[5]) die in sauerstoffarmer Luft befindlichen Wurzeln nach dem sauerstoffreicheren Gas-

---

1) Vgl. auch die späterhin erschienenen Untersuchungen von Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 33, p. 1; Behrens, Centralbl. f. Bacteriolog. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 514. — Ueber die Durchbohrung von Wandungen durch Bacterien siehe A. H. R. Buller, Die Wirkung von Bacterien auf todte Zellen, Leipzig Dissert. 1899.

2) M. Miyoshi, Flora 1894, p. 76, und die dort citirte Literatur. Näheres über den Weg, welchen die Pollenschläuche nehmen, bei Dalmer, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1880, Bd. 14, p. 39; Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 50; W. Busse, Bot. Centralbl. 1900, Bd. 84, p. 209; Sv. Murbeck, Verhalten des Pollenschlauchs bei Alchemilla u. d. Chalazogamie 1901, p. 7 (Sep. aus Lunds Universitets Arsskrift Bd. 38).

3) L. Celakovsky, Ueber d. Aerotropismus von Dictyuchus monosporus. Separatabdr. 1897, p. 8.

4) Molisch, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1893, Bd. 102, Abth. 1, p. 432; Miyoshi, Flora 1894, p. 87.

5) Molisch, Sitzungsber. d. Wiener Akadem. 1884, Bd. 90, I, p. 191. — Nach K. Steyer (Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens 1901) ruft eine einseitige Anhäufung von Kohlensäure (Kohlensäurediffusion) bei dem Sporangiumträger von Phycomyces keine tropistische Reizung hervor. Die Experimente von Molisch sind vielfach nicht ausreichend.

gemisch, verhalten sich also positiv aerotropisch. Ausserdem rufen nach diesem Forscher die einseitige Anhäufung von Kohlensäure, sowie die einseitige Wirkung von Aetherdampf, Kampherdampf etc. eine negativ tropistische Wurzelkrümmung hervor, die auch an decapitirten Wurzeln eintritt[1]). Im ganzen sind aber diese Reactionen nur schwach und bedürfen eingehender Studien, die auch zu entscheiden haben, in wie weit solche Reizungen eine Rolle bei den Orientirungsbewegungen der Wurzeln im Wasser und im Boden spielen. Es ist auch noch nicht aufgeklärt, ob das Hervorwachsen gewisser Wurzeln aus dem Schlamm u. s. w.[2]) auf einem wirklichen Aerotropismus oder auf Geotropismus beruht (vgl. II, p. 563), bei dem vielleicht der von dem Sauerstoffgehalt des Mediums etc. abhängige Stimmungswechsel eine Rolle spielt.

§ 116. Hydrotropismus.

Bei manchen Pflanzen wird durch eine Feuchtigkeitsdifferenz in der Luft oder im Boden etc. eine tropistische Krümmungsbewegung hervorgerufen, die entweder dem feuchten Medium zugewandt (positiver Hydrotropismus) oder von ihm abgewandt ist (negativer Hydrotropismus).

Eine solche, und zwar eine positive hydrotropische Fähigkeit besitzen die Haupt- und Nebenwurzeln[3]), die durch dieses Reactionsvermögen veranlasst werden, sich nach der feuchteren Luft oder dem feuchteren Boden hin zu krümmen. Hierdurch werden z. B. an einer einschüssigen Böschung die abwärts wachsenden Wurzeln so abgelenkt, dass das Hervortreten aus dem Boden vermieden wird, oder dass sie sich gegen den Boden zurückkrümmen. Ebenso ist der positive Hydrotropismus für die Rhizoiden von Marchantia[4]) vortheilhaft, sowie für die Pollenschläuche[5]), bei denen durch diese Reaction das Anschmiegen an die Narbe befördert wird.

Dagegen verhalten sich die Sporangienträger von Phycomyces und anderen Mucorineen[6]), sowie nach Molisch (l. c.) die Hutstiele von Coprinus velaris

1) Molisch, l. c. p. 194, 172. Vgl. auch Rothert, Flora 1894, Ergzbd. p. 216.

2) Vgl. Jost, Bot. Ztg. 1887, p. 169; Goebel, ebenda p. 717; Schenk, Jahrb. für wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 534, 564, 569; Wieler, ebenda 1898, Bd. 32, p. 503. — Ueber die Ablenkung von Wurzeln durch sauerstoffarmes Wasser siehe auch A. J. Ewart. Transact. Liverpool Biol. Soc. 1894, Bd. 8, p. 240.

3) Von Knight (Philosophical Transactions 1811, p. 212) wurde festgestellt, dass die psychrometrische Differenz das Hinkrümmen der Wurzel nach dem feuchten Substrate veranlasst. Näher wurde der Hydrotropismus der Wurzeln dann besonders von Sachs (Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 209) und Molisch (Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 897) studirt. Weitere Literatur bei Molisch l. c. — Ueber Hydrotaxis vgl. Bd. II, § 152. — Wie sich Wurzeln etc. im Boden bei inäqualer Vertheilung der Feuchtigkeit verhalten, ist thatsächlich noch nicht exact untersucht worden.

4) Molisch, l. c. p. 932.

5) Miyoshi, Flora 1894, p. 84.

6) Wortmann, Bot. Ztg. 1881, p. 368; Molisch, l. c. p. 935; S. Dietz, Unters. a. d. botan. Instit. z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 478; K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 14. — Der negative Hydrotropismus, den Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 55) bei dem Sporangiumträger von Sporodinia fand, wird von Falck (Cohn's Beiträge z. Biologie 1901, Bd. 8, p. 237) bestritten. [G. Potts, Flora 1902, Ergzbd. p. 319. Fruchtstiel von Dictyostelium.]

negativ hydrotropisch. Jedoch wird nach Steyer (l. c.) bei Phycomyces in einem gewissen Abstande von der nassen Fläche, also bei bestimmten Feuchtigkeitsverhältnissen der Luft, eine diatrope und bei etwas grösserem Abstand eine schwach positive Krümmung hervorgerufen. Jedenfalls tritt aber zunächst bei dem Hervortreten aus dem Substrate eine energische, negativ hydrotropische Reaction ein, die zur Folge hat, dass die genannten Pilze senkrecht gegen das Substrat gerichtet werden, weil unter normalen Verhältnissen der Wasserdampfgehalt der Luft von dem feuchten Substrate ab allmählich und gleichmässig abnimmt (II, § 119).

Zumeist reagiren freilich die oberirdischen Organe nicht auf psychrometrische Differenzen. Ja sogar bei Keimstengeln ist der Regel nach die hydrotropische Fähigkeit nicht vorhanden, die bis dahin nur bei dem Hypocotyl von Linum usitatissimum [1]) sichergestellt wurde, das schwach negativ hydrotropisch reagirt.

Zur Demonstration kann man Samen in Sägespänen aussäen, die auf einem schief stehenden Sieb, z. B. auf einem mit Stramin überzogenen Rahmen, ausgebreitet sind, oder den von Molisch (l. c.) empfohlenen Trichter aus porösem Thon verwenden. Daraus, dass sich die Wurzeln nur in einer nicht dampfgesättigten Luft nach der den Wasserdampf abgebenden Fläche krümmen, ergiebt sich, dass die psychrometrische Differenz die äussere Ursache dieser tropistischen Reaction ist. Um mit Phycomyces etc. zu operiren, bedeckt man das Cultursubstrat (Brotwürfel etc.) mit einer durchlochten Glimmerplatte und verwendet die aus dem Loche hervortretenden Sporangienträger.

Durch Hydrotropismus wird auch bewirkt, dass die Sporangienträger bei dichtem Wuchs eine divergente Stellung annehmen, und dass dieselben öfters eine gewisse positive oder negative Krümmung gegen Stäbe aus Metall oder anderen Stoffen ausführen, die in den Culturboden eingesteckt sind [2]). Denn nach Errera [3]) und Steyer [4]) scheinen diese Reizwirkungen darauf zu beruhen, dass ein psychrometrisches Gefälle hergestellt wird, weil die Stäbe entweder Wasserdampf abgeben oder condensiren, oder auch durch Erwärmung die relative Dampfsättigung der umgebenden Luftschicht herabsetzen. Ferner wird durch die Transpiration der Sporangiumträger die psychrometrische Differenz hervorgerufen, welche die gegenseitige Abkrümmung und hierdurch die Ueberführung der Sporangiumträger in die divergente Gleichgewichtslage veranlasst. Vorläufig hat man wenigstens keine Veranlassung, mit Elfving (l. c.) eine räthselhafte Fernwirkung anzunehmen, wenn auch nicht ausgeschlossen ist, dass unter Umständen noch andere Reizungen mitwirken.

Da unsere Nomenclatur der Tropismen auf die äusseren Reizbedingungen basirt ist, so ist natürlich kein Grund zu einer Aenderung gegeben, wenn sich herausstellen sollte, dass im näheren als Reiz die ungleiche Transpiration wirkt, welche durch das psychrometrische Gefälle verursacht wird (II, § 117). — Ueber die Localisation der hydrotropischen Reizperception vgl. II, § 120.

---

1) Molisch, l. c. p. 937; Dietz, l. c. p. 480. Nach Vöchting, Bot. Ztg. 1902, p. 98, sind Kartoffelsprosse hydrotropisch. [Vgl. dazu M. Singer, Bericht d. bot. Gesellsch. 1903, p. 175.]

2) F. Elfving, Ueber physiologische Fernwirkung einiger Körper, Helsingfors 1890; Zur Kenntniss d. pflanzlichen Irritabilität 1893 (Sep. a. Öfversigt of Finska Vet.-Soc. Förhandlingar XXXVI).

3) Errera, Annals of Botany 1892, Bd. 6, p. 373.

4) R. Steyer, l. c. p. 16, 21.

§ 117. Thigmotropismus, Rheotropismus, Traumatropismus.

Wenn wir auch alle Orientirungsbewegungen, die durch mechanische Reize ausgelöst werden, als Mechanotropismen zusammmenfassen können, so müssen wir doch im näheren, auf Grund des differenten Empfindungsvermögens, verschiedene Tropismen unterscheiden (II, p. 154), von denen das, was über das Vorkommen von Thigmotropismus, Rheotropismus und Traumatropismus bekannt ist, an dieser Stelle mitgetheilt werden soll.

Thigmotropismus oder Haptotropismus (vgl. II, p. 155). In Bezug auf diesen können wir uns kurz fassen, da die bezüglichen tropistischen Reactionen der Ranken, des Sporangiumträgers von Phycomyces u. s. w. bereits (II, § 88, 93) besprochen sind. Bei dieser Gelegenheit ist auch das besondere Empfindungsvermögen, die Tast- oder Kitzelreizbarkeit, charakterisirt, vermöge welcher zwar durch die sanfte Berührung mit einem festen Körper, aber nicht durch eine beliebige Erschütterung oder Zerrung, also auch nicht durch einen Flüssigkeitsstrahl oder durch den Wind, eine Reizung ausgelöst wird.

Die Stossreizbarkeit, die Reizung durch beliebige Erschütterungen, ist nicht zur Erzielung auffälliger Orientirungsbewegungen nutzbar gemacht. Indess sind vielleicht gewisse Krümmungen, die durch einseitiges Reiben oder Stossen hervorgerufen werden (vgl. II, p. 65 Anm.), als seismotropische Reactionen anzusprechen.

Rheotropismus. Während die thigmotropisch empfindlichen Objecte durch einen Wasserstrahl nicht gereizt werden, ist die rheotropische Sensibilität gerade dadurch charakterisirt, dass durch den einseitigen Angriff des Wasserstromes die tropistische Reaction ausgelöst wird. Eine solche positiv rheotropische Reactionsfähigkeit besitzen, wie Jönsson[1]) entdeckte, verschiedene Wurzeln, von denen nach Juel (l. c. p. 515) z. B. die Wurzel von Vicia sativa schon gut reagirt, wenn sich das Wasser nur mit einer Schnelligkeit von 0,3 mm in 1 Secunde bewegt. Dagegen scheint die Schnelligkeit für die Reizung der Keimwurzel von Zea mays etwas höher, etwa bei einer Wasserbewegung von 3 mm in 1 Secunde, zu liegen. Die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Krümmung wird durch eine mässige Steigerung der Wasserbewegung erhöht, bei weiterer Steigerung aber verlangsamt, und bei einer Bewegungsschnelligkeit von 500 mm in 1 Secunde pflegt nach Juel bei Vicia sativa ein Theil der Wurzeln sogar in der Stromrichtung gekrümmt zu werden. Vermuthlich wird dieses durch die mechanische Wirkung des Wasserstromes verursacht. Jedoch scheint nach Berg (l. c. p. 5) eine Umstimmung durch niedere Temperatur zu

1) Lit. B. Jönsson, Bericht d. botan. Gesellsch. 1883, p. 518; A. Berg, Studien über Rheotropismus bei den Keimwurzeln 1889 (Sep. a. Lunds Universitets Arsskrift Bd. 35); H. O. Juel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 507. — Unter den von Berg untersuchten Objecten reagirten nur die Wurzeln von Soja hispida nicht rheotropisch. [F. C. Newcombe, Botan. Gazette 1902, Bd. 33, p. 177; Annals of Botany 1902, Bd. 16, p. 429, fand verschiedene Wurzeln unempfindlich.]

veranlassen, dass die Wurzel nicht mehr positiv, sondern negativ rheotropisch reagirt. Da sich nach Juel (l. c. p. 526) unter normalen Verhältnissen auch die decapitirten Wurzeln positiv rheotropisch krümmen, so wird der rheotropische Reiz nicht oder doch nicht allein von der Wurzelspitze percipirt. Nach Newcombe (l. c.) kommt diese Perceptionsfähigkeit der ganzen wachsenden Partie, sowie auch der zuächst an die Streckungszone anstossenden, ausgewachsenen Zone zu.

Ausserdem ist der Rheotropismus nur noch für Pilzmycel nachgewiesen, das sich nach Jönsson (l. c.) bei Phycomyces und Mucor negativ, bei Botrytis cinerea vorwiegend positiv rheotropisch verhält (über Rheotaxis der Plasmodien etc. vgl. II, § 152). Diese Reizung wird schon durch die langsame Wasserbewegung hervorgerufen, die entsteht, wenn der Streifen Fliesspapier, auf

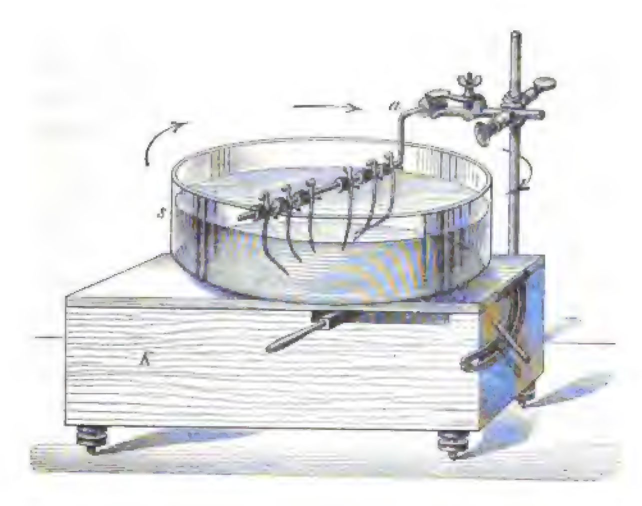


Fig. 67. Durch die Pfeile ist die Richtung der Rotation und der Wasserbewegung angegeben, welche in 16 Stunden an den Wurzeln von Vicia sativa die aus der Figur ersichtliche rheotropische Krümmung veranlasste.

welchem die Pilze wachsen, mit jedem Ende in ein Gefäss mit Nährflüssigkeit taucht, von denen das eine etwas höher steht als das andere.

Zur Demonstration setze ich eine grössere Glasschale (s. Fig. 67) durch den Klinostaten *k* in drehende Bewegung und erziele dadurch, dass das mitbewegte Wasser mit einer gewissen, mit dem Abstand von der Drehungsachse veränderlichen Schnelligkeit gegen die Keimwurzeln wirkt, die an dem fixirten Glasrohr *a* befestigt sind [1]). Natürlich erhält man dasselbe Resultat, wenn sich die Schale und das Wasser in Ruhe befinden und die Keimpflanzen in entsprechende Bewegung gesetzt werden. Diese Methode wandte Berg (l. c.) an, der bei anderen Versuchen das Wasser in der Schale durch einen eingeleiteten Wasserstrom in Rotation versetzte oder, wie es Jönsson that, die Wurzeln in das in einer Rinne geradlinig fortströmende Wasser brachte. Ferner

1) Näheres über d. Methodik vgl. Juel, l. c. p. 510.

wurde von Berg dargethan, dass auch die im Boden befindlichen Wurzeln rheotropisch reagiren.

Traumatropismus. Durch Verletzungen wird allgemein eine Wundreaction hervorgerufen, und zudem kann die Verletzung oder Abtödtung einzelner Theile durch correlative Einflüsse in der Nähe und Ferne auffällige formative und motorische Reactionen veranlassen (II, § 38, 45, 46). Zu solchen Reactionen zählen auch die tropistischen Krümmungsbewegungen, die ausgelöst werden, wenn der Vegetationspunkt der Erd- oder Luftwurzeln durch Anschneiden, Aetzen mit Höllenstein, Anbrennen etc. localisirt und einseitig verletzt oder abgetödtet wird[1]). Es beginnt dann nach einigen Stunden in der Streckungszone der Wurzel eine Krümmungsbewegung, die von dem verletzenden Angriff und der verletzten Stelle abgewandt, also als negativ traumatropisch zu bezeichnen ist (Fig. 68). Diese Krümmung, die ungefähr gleich schnell wie die geotropische Reizbewegung eintritt (II, § 123), wird schon bei sehr geringer Verletzung bemerklich und kann bei mässiger Verletzung so weit fortschreiten, dass die Wurzel eine Schlinge bildet (Fig. 68 *B*).

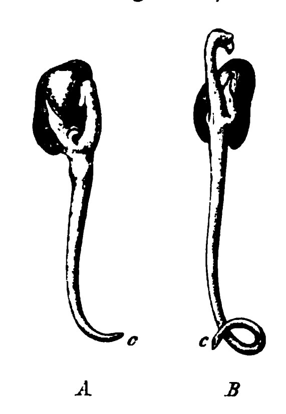


Fig. 68. Vicia faba. Die einseitige Berührung der Wurzelspitze (bei *c*) mit Silbernitrat hatte zur Folge, dass im Laufe von 16 Stunden die in *A* und *B* abgebildete Krümmung ausgeführt wurde.

Da es sich um eine tropistische Reizung handelt, deren Perception auf die Wurzelspitze beschränkt ist (II, § 120), so unterbleibt die Reaction, wenn die Wurzelspitze allseitig gleichmässig abgetödtet oder entfernt wird, während ein asymmetrisches Abschneiden der äussersten Wurzelspitze eine entsprechende traumatropische Krümmung veranlasst. Uebrigens wird diese Reaction nach Spalding[2]) nicht durch die einseitige Verletzung der äusseren Wurzelhaube, sondern nur durch die Verletzung des Meristems des Wurzelkörpers ausgelöst.

Unter solchen Umständen ist es verständlich, dass leichte Reibungen keinen Erfolg haben. Jedoch reicht sicherlich die Wachsthumsenergie der Wurzel aus, um beim Durchbrechen des Bodens durch Reibung an Steinen etc. eine traumatische Reizung und damit ein Abkrümmen von dem hemmenden und schädigenden Körper zu bewirken (II, § 131). Dagegen scheint die Wurzelspitze keine thigmotropische Sensibilität zu besitzen. Denn die negativ tropistische Krümmung, welche Darwin beobachtete, als er Stückchen von Papier etc. einseitig an die Wurzelspitze klebte, war offenbar die Folge einer traumatischen Reizung, die factisch ziemlich leicht, z. B. auch durch das einseitige Betupfen mit etwas Alkohol oder Schellacklösung u. s. w., erzielt wird[3]).

1) Lit. Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 164; V. M. Spalding, Annals of Botany 1894, Bd. 8, p. 423; J. B. Pollock, Botanic. Gazette 1900, Bd. 29, p. 1.

2) Spalding, l. c. p. 432. Im Näheren sieht Mac Dougal (Botanic. Gazette 1897, Bd. 23, p. 307) das Periblem der Wurzelspitze als das reizempfindliche Gewebe an.

3) Vgl. Spalding, l. c. p. 426; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 373.

Es ist von vornherein zu erwarten, dass die traumatropische Reizung nicht durch die allgemein eintretende, transitorische Wundreaction, sondern, analog wie bei correlativen Erfolgen (II, § 45, 46), durch den hergestellten Defect veranlasst wird, der eben zur Folge hat, dass sich die von der Wurzelspitze ausgehenden correlativen Beziehungen nunmehr asymmetrisch gestalten und dadurch bewirken, dass oberhalb der Wundstelle, in der Streckungszone, eine einseitige, relative Beschleunigung des Längenwachsthums eintritt. Diese Auffassung wird durch die Beobachtungen Spalding's (l. c. p. 437) bestätigt. Wird nämlich die Wurzel sogleich nach der einseitigen Verletzung der Spitze in Gips eingeschlossen, so tritt eine energische traumatrope Krümmung auch dann ein, wenn die Wurzel nach 8 Tagen aus dem Gipsverband entfernt wird, der bis dahin die Ausführung der Krümmung unmöglich gemacht hatte. In dieser Zeit dürfte aber, nach anderweitigen Erfahrungen (II, § 38), die allgemeine Wundreaction der Hauptsache nach abgelaufen sein, während thatsächlich die Regeneration des Defectes verhindert wurde.

Die traumatropische Krümmung wurde von Ch. Darwin (l. c.) entdeckt und späterhin in meinem Institut von Spalding (l. c.) näher untersucht. Durch diese Studien wurde auch erwiesen, dass von verschiedenen Forschern[1] mit Unrecht die Existenz der traumatropischen Reizkrümmung der Wurzeln bezweifelt worden war. Natürlich handelt es sich aber nicht um eine tropistische Reizkrümmung, wenn durch einseitiges Abtödten von Geweben in der Streckungszone der Wurzel oder anderer Organe eine einseitige Wachsthumshemmung geschaffen und hierdurch, in Verbindung mit dem Fortwachsen der antagonistischen Gewebe, eine Krümmung bewirkt wird (vgl. Spalding, l. c. p. 428). Auch können wir von einem typischen Traumatropismus dann nicht reden, wenn durch die einseitige Einwirkung von Agentien, die mit der Zeit tödten (II, § 63), zunächst eine einseitige Verzögerung des Wachsens und auf diese Weise eine Krümmung verursacht wird. In dieser Weise werden thatsächlich nach Newcombe die fälschlich als thigmotropische Reactionen angesprochenen Krümmungen der Erdwurzeln bewirkt (II, p. 459), und vielleicht werden ähnliche Erfolge auch durch die einseitige Einwirkung von schädigenden Gasen hervorgerufen. Derartige Verhältnisse bringen es mit sich, dass die traumatropischen Reizbewegungen ungetrübt hervortreten, wenn, wie bei der Wurzel, die Perceptions- und Actionszone räumlich getrennt liegen. Jedoch ist es nicht nöthig, dass überall, wo eine solche räumliche Separirung für andere Reize besteht, durch Verletzung der percipirenden Zone auch eine traumatropische Krümmung veranlasst wird. In der That scheint die heliotropisch empfindliche Spitze des Scheidenblattes am Keimpflänzchen von Avena etc. (II, § 120) nicht traumatropisch sensibel zu sein.

Vielleicht wurden auf gleiche Weise die Krümmungen erzielt, die Nemec (Jahresber. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 87) erhielt, als er Gipsklümpchen einseitig an der Wurzelspitze befestigte. — Uebrigens wäre es auch möglich, dass, analog wie bei vielen anderen correlativen Prozessen (Bd. II, § 45), schon eine localisirte mechanische Wachsthumshemmung des lebendigen Urmeristems als tropistischer Reiz wirkt. — Vgl. auch Bd. II, § 93.

1) Die Literatur ist bei Spalding (l. c. p. 440) und im Botan. Centralbl. 1883, Bd. 13, p. 180 zusammengestellt.

Aus dem Vorstehenden ist ohne weiteres zu ersehen, dass es sich bei den genannten Mechanotropismen um specifisch verschiedene Reizbedingungen und Sensibilitäten handelt. Bei dem Traumatropismus ist es ohnehin gleichgiltig, ob durch mechanische, chemische oder andere Eingriffe derjenige Defect hergestellt wird, der durch seine Existenz als Reizanstoss wirkt (II, § 38). Die beiden anderen Mechanotropismen unterscheiden sich aber darin, dass die rheotropische Reizung durch einen Wasserstrom, die thigmotropische aber nicht durch diesen, wohl aber durch die Reibung eines festen Körpers ausgelöst wird.

Unmöglich wäre es aber nicht, dass dem Rheotropismus, Hydrotropismus und Osmotropismus dieselbe Sensibilität und derselbe unmittelbare Reizanstoss zu Grunde liegen[1]). Denn bei dem Osmotropismus und Hydrotropismus könnte der Reizanstoss auf einer Turgordifferenz in den beiden Flanken des reizempfänglichen Organes beruhen, die in dem ersten Falle durch das Concentrationsgefälle in der umgebenden Lösung, in dem zweiten Falle durch die hygrometrische Differenz in der Luft, d. h. durch die hierdurch verursachte stärkere Transpiration der einen Flanke, hergestellt und unterhalten wird. Eine solche Turgordifferenz ist zwar bei der rheotropischen Reizung ausgeschlossen, doch könnte der Wasserstrom, ausser durch die ungleiche Vertheilung des Aussendruckes, auch durch einseitiges Einpressen von Wasser und die Erzielung einer bestimmt gerichteten Wasserbewegung im Inneren des Organes als Reiz wirken.

Da aber, nach den Erfahrungen an der freilich geringen Zahl von Versuchsobjecten, die fraglichen Reizreactionen sich nicht gegenseitig bedingen, sondern separirt ausgebildet sein können, so müssen wir zunächst annehmen, dass dem Rheotropismus, Hydrotropismus und Osmotropismus differente Sensibilitäten zu Grunde liegen (I, p. 14; II, § 77). So scheinen die ausgezeichnet hydrotropischen Wurzeln nicht osmotropisch zu sein, während für das osmotropisch reagirende Mycelium gewisser Pilze kein Hydrotropismus[2]), wohl aber Rheotropismus nachgewiesen werden konnte. Bei den Wurzeln ist zwar gleichzeitig die rheotropische und die hydrotropische Reactionsfähigkeit ausgebildet, jedoch wird der rheotropische Reiz auch in der Streckungszone, der hydrotropische nur in der Spitze percipirt (II, § 120). Fernere Studien, die auch die freibeweglichen Organismen zu berücksichtigen haben (vgl. II, § 152, 153), werden vermuthlich noch weitere Beispiele für vereintes und getrenntes Vorkommen dieser Sensibilitäten liefern.

Thatsächlich ist auch in den hier behandelten Fällen der Perceptionsprocess noch nicht näher aufgeklärt (vgl. II, § 125 ff.). So wissen wir nicht zu sagen, ob in strömendem Wasser, das ja auch die Forelle veranlasst, sich in bestimmte Richtung zum Strome zu stellen, die Druckdifferenz an der Oberfläche der Pflanze oder die einseitige Einpressung des Wassers und die hierdurch erzielte Wasserbewegung als Reiz empfunden werden. Ebenso ist es noch fraglich, ob die hydrotropische Reizung darauf beruht, dass die Feuchtigkeitsdifferenz der Luft oder

---

1) Vgl. auch Juel, l. c. p. 533; Rothert, Flora 1901, p. 415.

2) A. Steyer, Reizkrümmungen von Phycomyces 1901, p. 28. — Der Sporangiumträger von Phycomyces ist aber stark hydrotropisch.

die Transpiration oder die hierdurch erzielte Turgordifferenz als Reiz wirkt[1]). Es kann also sehr wohl die osmotropische Reizung auf einer anders gearteten Sensibilität und auf anderen Vorgängen beruhen, als die hydrotropische Sensibilität. So ist es z. B. zu verstehen, dass, soviel bekannt ist, die stärkere Ausbildung der Cuticula wohl durch die Transpiration, aber nicht durch die Turgordepression veranlasst wird, welche durch die osmotische Wirkung einer Salzlösung hergestellt und unterhalten wird. Auch ist es bekannt, dass eine bestimmt gerichtete Wasserbewegung speciell bei der Ausbildung der Leitbahnen als Reiz wirksam sein kann (vgl. II, p. 141). Es ist auch bereits angedeutet, dass vielleicht noch besondere, specifische Sensibilitäten für anders geartete mechanische Anstösse ausgebildet sind (II, p. 154). Ferner ist zu beachten, dass den hydrotropischen (oder anderen) Reactionen verschiedener Organe nicht nothwendig derselbe Perceptionsprocess zu Grunde liegen muss, und dass somit aus dem Nachweis der Identität des hydrotropischen und osmotropischen Reizungsprocesses bei einer Pflanze nicht gefolgert werden darf, dass eine solche Uebereinstimmung in allen Fällen besteht.

§ 118. Galvanotropismus.

Da viele freibewegliche Organismen in ausgezeichneter Weise galvanotactisch reagiren (II, § 154), so werden wohl auch verschiedene Pflanzenorgane zu galvanotropischen Krümmungsbewegungen befähigt sein. Bis dahin ist aber diese Reactionsfähigkeit nur bei Keimwurzeln beobachtet, für welche von einigen Forschern positiver, von anderen negativer Galvanotropismus angegeben wird[2]). Vielleicht erklären sich diese Widersprüche daraus, dass sich nach Brunchhorst die Wurzeln bei schwachem Strome nach der Kathode, bei stärkerem Strome nach der Anode krümmen. Zur näheren Aufklärung sind also weitere Studien nöthig, durch die auch entschieden werden muss, ob die positiv (nach der Anode) gerichtete Krümmung, wie es Brunchhorst will, nur eine Folge der einseitigen Schädigung der Wurzel ist (vgl. II, p. 459), welche durch den stärkeren Strom hervorgerufen wird.

Ferner wird näher zu untersuchen sein, ob es sich bei den negativ gerichteten Krümmungen des Sporangiumträgers von Phycomyces, die Hegler[3]) bei der Einwirkung elektrischer Strahlen (Hertz'scher Wellen) sah, sowie bei den

---

1) Vgl. Bd. II, p. 141. — Aus dem von Elfving (Zur Kenntniss d. pflanzlichen Irritabilität 1893, p. 4) geführten Nachweis, dass der stark hydrotropische Sporangiumträger von Phycomyces durch den Anprall eines Stromes dampfgesättigter Luft nicht zu einer Krümmung veranlasst wird, lassen sich zur Zeit keine weitergehenden Schlüsse über die Reizbedingungen ziehen.

2) Elfving, Bot. Ztg. 1882, p. 257; J. Müller-Hettlingen, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1883, Bd. 31, p. 201; Brunchhorst, Ber. d. bot. Gesellsch. 1884, p. 204; Notizen über d. Galvanotropismus 1889 (Sep. a. Bergens Museums Aarsberetning); L. Rischawi, Botan. Centralbl. 1885. Bd. 22, p. 121.

3) R. Hegler, Ueber die physiologische Wirkung der Hertz'schen Elektricitätswellen auf Pflanzen 1891 (Sep. a. Verhandlg. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher u. Aerzte in Halle).

negativen Krümmungen, die Letellier[1]) bei einer Potentialdifferenz im elektrischen Felde beobachtete, um eine reale elektrotropische Reizkrümmung handelt. Zudem bleibt noch zu ermitteln, ob und in wie weit der galvanische Strom, die elektrischen Strahlen u. s. w.[2]) in ihren tropistischen Reizwirkungen übereinstimmen.

Ich beschränke mich auf diese kurzen Andeutungen und bemerke noch, dass nach Brunchhorst (l. c.) die durch einen stärkeren galvanischen Strom hervorgerufene, positiv gerichtete Wurzelkrümmung auch an der decapitirten Wurzel eintritt, während bei dieser durch einen schwachen Strom keine galvanotropische Krümmung hervorgerufen wird. Desshalb, und weil ein schwacher Strom eine negativ gerichtete Krümmung auch dann hervorrief, wenn nur die Wurzelspitze in das vom galvanischen Strome durchflossene Wasser tauchte (Brunchhorst l. c.), oder den durchströmten, nassen Flanelllappen berührte (Müller-Hettlingen l. c.), scheint die Wurzelspitze zur Perception des negativ galvanotropischen Reizes befähigt zu sein[3]).

Ueber die galvanotropischen Auslösungsprozesse vgl. II, § 154.

§ 119. Eigenrichtung und Substratrichtung.

Aus der Besprechung der verschiedenen tropistischen Fähigkeiten ist ohne weiteres zu ersehen, dass der Culturboden durch chemotropische, hydrotropische, rheotropische und andere Reize einen orientirenden Einfluss auszuüben vermag[4]). An dieser Stelle sei aber nur auf eine besonders auffallende Richtwirkung des Substrates, nämlich darauf hingewiesen, dass sich die nach aussen hervortretenden Sporangiumträger von Mucor, Phycomyces, Pilobolus etc. senkrecht gegen den Culturboden stellen[5]). Es wird dieses in erster Linie durch den negativen Hydrotropismus der Sporangiumträger verursacht, d. h. dadurch,

1) A. Letellier, Bullet. d. l. soc. Botan. d. France 1899, Bd. 6, p. 11. — Mit Phycomyces erhielt K. Steyer (Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 17) negative Resultate. — Ueber Wirkung statischer Elektricität etc. vgl. auch B. Danilewsky, Die physiolog. Fernwirkungen d. Elektricität 1902; J. J. Loeb, Pflüger's Archiv für Physiologie 1897, Bd. 67, p. 483; Bd. 69, p. 99.

2) Die Inductionsschläge wirken, auch bei den Ranken, wie eine mechanische Reizung. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1885, Bd. 1, p. 504. Vgl. diesen Bd. II, p. 123 u. § 154.

3) Vgl. übrigens Rothert, Flora 1894, Ergsbd. p. 213.

4) Vgl. Bd. II. § 108—116, 131, 132, wo auch an einigen Beispielen auf die Combination der tropistischen Reize mit formativen und anderen Reizen hingewiesen ist. Ueber formative Wirkungen siehe auch Bd. II. Kap. VI. — Selbstverständlich kann der Boden auch durch Lichtentziehung, sowie durch Herstellung der Bedingungen für eine heliotropische Reizung wirken.

5) Schon beobachtet von Dutrochet, Rech. anatom. et physiolog. 1824, p. 100. Näher studirt von Sachs, Arbeit. d. botan. Institut. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 221 u. von S. Dietz, Untersuch. a. d. botan. Instit. zu Tübingen 1888, Bd. 3, p. 478. Nach Dietz soll beim Hervorbrechen aus dem Substrat auch die thigmotropische Reizung richtend wirken, was indess nach K. Steyer (Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 27) nicht der Fall sein dürfte. — Die Annahme von Sachs (l. c.), dass sich die Keimstengel (ohne heliotropische Reizung) senkrecht gegen einen feuchten Torfwürfel etc. stellen, ist nach Dietz (l. c. p. 480) irrig.

dass sich diese Organe gegenüber der hydrotropischen Reizwirkung in der Gleichgewichtslage befinden, wenn sie parallel zur Diffusionsrichtung des von dem feuchten Substrate ausgehenden Wasserdampfes gerichtet sind[1]). Diese Substratwirkung überwiegt zunächst derart, dass sie auch an den vertical stehenden Flächen eines Brotwürfels die Richtung der jugendlichen Sporangiumträger bestimmt, die sich bei weiterer Verlängerung geotropisch aufwärts krümmen. Es wird dieses dadurch bewirkt, dass die negativ hydrotropische Reizwirkung mit der Entfernung von dem Substrate abnimmt (II, § 114). Dass aber die jugendlichen Sporangienträger negativ geotropisch reagiren, ergiebt sich daraus, dass an denselben die negativ geotropische Krümmung sehr bald nach dem Hervortreten aus dem Substrate beginnt, wenn der geotropische Reiz (durch Centrifugalkraft) gesteigert (II, § 124) wird oder wenn der hydrotropische Reiz durch den Aufenthalt in einem dampfgesättigten Raum eliminirt wird.

Wie von einem todten, können natürlich auch von einem lebenden Substrate Richtungsreize ausgehen. Durch solche werden z. B. Pollenschläuche, sowie parasitische Pilze in das Innere lebendiger Gewebe und zu ihrem Ziele geführt (II, p. 584). Auch kommt der Erfolg von Richtungsreizen darin zum Ausdruck, dass sich die Sprosse der Mistel, die aus der befallenen Pflanze hervortretenden Sporangien- und Conidienträger parasitischer Pilze etc. in einem bestimmten Winkel, zumeist senkrecht, gegen das Substrat stellen. Ferner ist schon (II, § 50, 113) darauf hingewiesen, dass bei dem symbiotischen Zusammenleben nicht nur formative, sondern auch directive Wechselwirkungen ausgeübt werden.

Alle diese Verhältnisse gestalten sich aber, wie schon hervorgehoben wurde (II, Kap. VII), noch viel complicirter und mannigfaltiger bei dem selbstregulatorischen Walten in einem Organismus. Denn durch dieses wird nicht nur der Entstehungs- und der Ursprungsort eines Sprosses, einer Wurzel, eines Haares u. s. w. bestimmt, sondern auch eine jede Sprossung veranlasst, sich zur producirenden Mutterachse in einen bestimmten Winkel, den Eigenwinkel, zu stellen, der natürlich nur erreicht und eingehalten wird, wenn keine anderen Factoren richtend und störend eingreifen. Dieses stets vorhandene, autogene Richtungsstreben ist also unter allen Umständen ein mitwirkender Factor. Auch wird es durch diese Eigenrichtung (diesen Autotropismus) erzielt, dass ein Spross, eine Wurzel, ein Blatt u. s. w. aus inneren Ursachen geradlinig fortwächst oder sich krümmt, also sich autoorthotrop oder autocampylotrop verhält (II, p. 549), dass ferner bei einer Keimpflanze der Spross und die Keimwurzel einen Winkel von 180 Grad miteinander bilden.

Zur Kennzeichnung dieses autogenen directiven Waltens, das stets und überall thätig ist, benutzen wir die Bezeichnung Autotropismus[2]) (Eigenrichtung)

---

1) Vgl. II, § 114. — In analoger Weise werden sich negativ heliotropische Organe stellen, wenn das Substrat nach allen Seiten Lichtstrahlen aussendet.

2) Die Bezeichnung Eigenrichtung wurde von mir (Pflanzenphysiol. I. Aufl. 1881, Bd. 2, p. 286) allgemein zur Kennzeichnung der autogenen directiven Erfolge angewandt, die man, im Gegensatz zu den aitiogenen Richtungsreactionen (den Aitiotropismen), Autotropismen nennen kann (Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen 1893, p. 19 Anmerk.). Diese Benennungen sind jedenfalls practischer, als die von Vöchting (Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 31, 192) angewandten Bezeichnungen Rectipetalität und Curvipetalität,

in demselben Sinne wie Automorphose. Da Automorphose, im weiteren Sinne genommen, auch die autogene Richtungsthätigkeit umfasst, so gelten die früheren allgemeinen Erörterungen (II, p. 161) ebenso für den Autotropismus. Unter Hinweis auf diese Erörterungen sei nur daran erinnert, dass eine Veränderung der Eigenrichtung durch eine selbstthätige Modification in dem Complex der dirigirenden inneren Factoren möglich ist, dass aber auch, bei Constanz der inneren Factoren, eine Verschiebung der autogenen Gleichgewichtslage durch eine Veränderung der (diffusen) Aussenbedingungen veranlasst werden kann (II, p. 161, 388). Letzteres geschieht u. a. bei den photonastischen, thermonastischen etc. Bewegungen (II, § 96), während die autonomen Bewegungen (II, § 79, 80) zahlreiche Beispiele für autogene Richtungsänderungen liefern, die mit oder ohne die Zuhilfenahme eines geotropischen, oder eines anderen (autogenen) tropistischen Stimmungswechsels, langsam oder schnell, einmal oder wiederholt zu Stande kommen.

Das selbstregulatorische Walten bringt es, wie schon früher (II, p. 365, 516) erörtert wurde, mit sich, dass durch eine Störung, also auch durch eine jede Ausbiegung, Reactionen erweckt werden, die auf die Wiederherstellung der autogenen Gleichgewichtslage hinarbeiten. Hierdurch wird in der That nicht nur der Rückgang bei dem gereizten Blattgelenk von Mimosa pudica, sondern ebenso die Ausgleichung einer Krümmung erzielt, die bei einem Sprosse, einem Blatte, einer Wurzel, bei einem einzelligen Organe etc. durch eine gewaltsame Beugung oder durch eine transitorische geotropische oder eine andere tropistische Reizung hervorgerufen wurde [1]). Auch ist bereits (II, p. 366) darauf hingewiesen, dass und warum die endliche Ruhelage zuweilen erst nach einigen Oscillationen um die Gleichgewichtslage erreicht wird (vgl. auch Baranetzky, l. c.).

Da der Ausgleich Actionsfähigkeit voraussetzt, so kann die autotropistische Rückregulation jederzeit in einem zu Variationsbewegungen befähigten Gelenke ausgeführt werden, aber nicht mehr in Geweben, die mit dem Auswachsen die Bewegungsfähigkeit verloren haben (vgl. II, § 76, 78). Es ist aber beachtenswerth, dass sich die actionsfähige Zone einer Wurzel, eines Sprosses etc., sofern sie autoorthotrop ist, durch die autogene Regulation auch dann gerade streckt und geradlinig fortwächst, wenn die anschliessenden Theile gekrümmt bleiben,

---

welche sich eigentlich nur auf Blumenblätter beziehen. Vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 27, p. 313. — Mit Rücksicht auf die interne, regulirende Reizwirkung schliessen sich die Eigenrichtungen den Tropismen an. Jedoch steht nichts im Wege, in Hinsicht darauf, dass die Bewegungsthätigkeit bei Constanz der Aussenverhältnisse eintritt, von »Autonastie« (bez. Autoepinastie etc.) zu reden. — Mit dem von Noll (Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde 15. Jan. 1900) benutzten Ausdruck »Morphästhesie« ist auch nur gesagt, dass durch die automorphotische Thätigkeit eine bestimmt gerichtete Productionsthätigkeit und somit bestimmte Symmetrieverhältnisse erzielt werden.

1) Ueber derartige Versuche vgl. Vöchting, l. c. 1882, p. 31, 182, 192; F. Darwin u. T. M. Pertz, Annals of Botany 1892, Bd. 6, p. 247; Czapek, l. c. 1895, p. 308; Kohl, Ber. d. bot. Gesellsch. 1898, p. 169; J. Baranetzky, Flora 1901, Ergsbd. p. 143. — Entsprechende Betrachtungen finden sich auch schon bei Bonnet, Nutzen d. Blätter 1762, p. 170; Dutrochet, Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 320, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 98; H. Müller, Flora 1876, p. 91; Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 396.

weil sie ausgewachsen sind oder gewaltsam an der Ausführung der angestrebten autogenen Krümmung verhindert werden. Daraus ergiebt sich, dass die durch die Einkrümmung veranlasste autotropische Reaction im wesentlichen localisirt erweckt wird und localisirt bleibt. Dem entspricht es ebenfalls, dass die autotrope Rückkrümmung auch in der decapitirten Wurzel eintritt[1]), obgleich nur die Wurzelspitze den geotropischen u. s. w. Reiz percipirt (II, § 120).

Bei der correlativen Verkettung des Innengetriebes wird vermuthlich auch die autotropistische Reizung auf eine geringe, in einzelnen Fällen aber wohl auf eine etwas ansehnlichere Distanz fortgeleitet und wirksam werden (vgl. II, § 46)[2]). Auf einer solchen dirigirenden Fernwirkung dürfte es wohl z. Th. beruhen, dass z. B. die soeben hervortretenden Seitenäste und Seitenwurzeln zunächst annähernd die Eigenrichtung einhalten, mit der zunehmenden Verlängerung aber durch den geotropischen Reiz mehr und mehr abgelenkt und in die geotropische Gleichgewichtslage übergeführt werden. Etwas ähnliches, nämlich eine allmähliche Abnahme der von dem todten Substrat ausgehenden Richtwirkung, haben wir bereits für die Sporangienträger von Mucorineen kennen gelernt. Dass in der That in einiger Entfernung von dem lebenden oder todten Substrat die von diesem ausgehende Richtwirkung unmerklich werden kann, ergiebt sich daraus, dass die verlängerten Sporangienträger immer die parallelogeotrope, die Seitenwurzeln immer dieselbe plagiogeotrope Gleichgewichtslage, d. h. denselben geotropischen Grenzwinkel, erreichen, gleichviel ob sie dabei rechtwinkelig, schiefwinkelig oder parallel zur Mutterachse orientirt sind[3]). In den geradlinig fortwachsenden Partien hört natürlich die durch die Krümmung erweckte autotropische Gegenreaction auf, die es mit sich bringt, dass auch die durch einen einzelnen, aitiogenen Reiz ausgelöste Reaction aus zwei antagonistischen Krümmungsbestrebungen resultirt (II, p. 366).

Eine Seitensprossung wird also nur dann in dem ursprünglichen Eigenwinkel fortwachsen, wenn sie autoorthotrop ist, und wenn sie die autoorthotropen Richtungsbestrebungen ungestört ausführen kann. Das ist, sofern keine mechanischen Hindernisse in den Weg treten, häufig bei Haaren, sowie bei Seitenwurzeln zweiter und höherer Ordnung der Fall, die nicht geotropisch reagiren, und vermöge ihres Autotropismus rechtwinkelig oder schiefwinkelig gegen das erzeugende Organ orientirt sind (II, p. 563). Wird aber die geotropische Reizkrümmung durch Drehung am Klinostaten eliminirt, so halten nunmehr auch die Seitenwurzeln erster Ordnung den Eigenwinkel ein und sind demgemäss zum Theil sogar rechtwinkelig gegen die Mutterachse gerichtet, während sie bei geotropischer Reizung mit dem Lothe, folglich

---

1) Czapek, l. c. p. 322.

2) Natürlich kann z. B. in Folge des Wegschneidens eines Organes durch innere Correlationen die Eigenrichtung eines entfernt stehenden Organes ebensogut modificirt werden, wie die geotropische etc. Reactionsfähigkeit.

3) Vgl. Bd. II, p. 562. Hier ist bereits erwähnt, dass Dutrochet irriger Weise die plagiotrope Richtung der Seitenwurzeln als Resultante der von der Hauptwurzel ausgehenden Richtkraft und des positiven Geotropismus ansah. — Es ist übrigens auch möglich, dass die soeben hervortretenden Seitenwurzeln etc. in einem geringeren Grade geotropisch sensibel sind.

auch mit der verticalstehenden Hauptwurzel, zumeist einen nach unten geöffneten, spitzen Winkel bilden[1]).

Dass vom lebenden und todten Substrate Richtwirkungen ausgehen, wurde zuerst von Dutrochet[2]) erkannt, und später von Sachs[3]) näher festgestellt. Nachdem ich dann beide Richtwirkungen in der 1. Auflage dieses Buches (1881. Bd. II, p. 286) conform der obigen Darstellung aufgefasst und insbesondere die Eigenrichtung als den Erfolg des allgemeinen selbstregulatorischen Waltens angesprochen hatte, wurden von verschiedenen Forschern (vgl. II, p. 596) weitere Belege für die Ausgleichung von Krümmungen durch die autotropistische Wirkung beigebracht. Aus dem Mitgetheilten ist ohne weiteres zu ersehen, dass schon die Substratrichtung eine complexe Resultante sein kann, dass wir aber den Complex von Factoren, durch welche die Eigenrichtung (der Autotropismus) bedingt und regulirt ist, ebensowenig zu präcisiren vermögen, wie das gesammte formative und directive Walten und Gestalten (II, Kap. VII). Wir können deshalb nicht näher die Ursachen angeben, durch welche nach einer Einkrümmung die rückregulatorische Thätigkeit veranlasst wird. Denn die maassgebenden Factoren sind keineswegs dadurch bestimmt, dass erfahrungsgemäss Spannungsverhältnisse und Spannungsdifferenzen, die factisch durch die Einkrümmung geschaffen werden, die Wachsthumsthätigkeit beeinflussen[4]). Jedenfalls ist aber die Rückregulation der Erfolg einer Reizung, die in irgend einer Weise durch die Krümmung ausgelöst wird. Es ist also nicht daran zu denken, dass, wie Klercker will[5]), die Ausgleichung der Krümmung rein mechanisch, d. h. einfach dadurch zu Stande kommt, dass die beiden antagonistischen Flanken fortfahren, mit gleicher Schnelligkeit zu wachsen.

---

1) Vgl. II, p. 563; Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1874. Bd. I, p. 596, 615.

2) Dutrochet, Recherch. anatom. et physiolog. 1824, p. 101. — Dutrochet nahm irriger Weise an, der Eigenwinkel sei stets ein rechter, und glaubte, wie auch späterhin van Tieghem (Bullet. d. l. soc. botan. de France 1876, Bd. 23, p. 56), die Substratrichtung durch die von dem Substrate ausgehende Massenattraction erklären zu können. Vgl. hierüber Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1879. Bd. 2, p. 224.

3) Sachs, Arbeit d. botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 598; 1879, Bd. 2, p. 217.

4) Wie an anderer Stelle (vgl. Bd. II, Kap. VII) betont wurde, beruht alles (autogene) selbstregulatorische Wachsen und Lenken darauf, dass durch eine (selbstthätig oder auf andere Weise) geschaffene Veränderung und Störung des bisherigen Gleichgewichtszustandes Gegenreactionen erweckt und neue Constellationen geschaffen werden, durch welche die formative und directive, überhaupt die gesammte autogene Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit in bestimmter und gesetzmässiger Weise gelenkt wird. Dass es sich hierbei um sehr verwickelte Verhältnisse handelt, ist wiederholt und auch in Bd. II, § 51 betont, in dem ganz allgemein auf einige der mitwirkenden Factoren und Combinationen hingewiesen wurde. [Unter diesen Factoren sind auch die Spannungsverhältnisse und Spannungsänderungen der Gewebe, der Plasmahaut etc. berücksichtigt, die neuerdings Noll (Biologisches Centralbl. 1903, Bd. 23, p. 403) in einseitiger Weise und gewiss mit Unrecht als die Factoren anspricht, durch welche so ziemlich allein die automorphotische Ausgestaltung (Noll's Morphästhesie) dirigirt werde.]

5) Eine Widerlegung dieser Ansicht bei Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 320.

Abschnitt III.

Die tropistischen Reizbedingungen und Reizprocesse.

§ 120. Beispiele für die räumliche Trennung von Perception und Action.

Bei den folgenden Betrachtungen wird nicht nur die genaue Bekanntschaft mit den beiden ersten Abschnitten dieses Kapitels, sondern auch die mit den allgemeinen Erörterungen über Reizbarkeit und Reizprocesse (Bd. II, Kap. XI u. Bd. I, § 3) vorausgesetzt, in welchen ohnehin vielfach tropistische Reactionen zur Erläuterung benutzt wurden. In diesen Erörterungen wurde auch die hohe Bedeutung hervorgehoben, welche für das Verständniss und die nähere Zergliederung der Reizprocesse diejenigen Fälle haben, in welchen Perceptions- und Actionszone räumlich getrennt liegen. Eine solche Separation ist freilich bei den tropistischen Vorgängen nicht die Regel, vielmehr tritt, abgesehen von gewissen Ausnahmen, die Reaction an dem gereizten Punkte ein und bleibt zumeist annähernd auf diesen beschränkt, weil in den meisten Fällen die tropistische Reizung nur auf eine geringe Distanz fortgeleitet wird[1]). Diese Erfahrungen, mit denen auch zusammenhängt, dass in der Regel abgeschnittene Organe, sowie Theilstücke von Stengeln, Blätter etc. tropistisch reagiren, machen es begreiflich, dass die typischen tropistischen Reizleitungen (Fernreizungen) lange übersehen und erst durch Darwin[2]) bekannt wurden.

In allen diesen tropistischen Fernwirkungen handelt es sich um einen verbindenden, ductorischen Process, durch welchen eine Krümmungsbewegung so ausgelöst und dirigirt wird, dass ihre Richtung in bestimmter Beziehung zur Angriffsrichtung des Reizes steht. Das ist ebenso der Fall, wenn die Actionszone gar nicht perceptionsfähig (direct reizbar) ist, also nur durch Fernwirkung (indirecte Reizung) eine Auslösung erfährt, wie auch dann, wenn sich die Krümmungsreaction von einer localisirten Reizung aus mehr oder weniger weit auf die anstossenden Partien fortpflanzt, die ebenfalls actionsfähig und

1) Vgl. z. B. Fr. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 263; 1898, Bd. 32, p. 248; Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894; sowie die übrige, auf Tropismen bezügliche Literatur.

2) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881. — Nachdem ich (Pflanzenphysiol. 1881, Bd. 2, p. 327) die hohe physiologische Bedeutung dieser Verhältnisse hervorgehoben hatte, wurde insbesondere die Localisirung und Separirung der geotropischen Perception in der Wurzelspitze lebhaft bestritten (vgl. die Lit. bei Rothert, Flora, Ergzbd. 1894, p. 179; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 244). Wenn auch die diesbezüglichen Experimente Darwin's nicht ganz einwandfrei waren, so wurde doch weiterhin durch Czapek die Richtigkeit von Darwin's Auffassung erwiesen. Unsere Kenntnisse über die Localisirung der phototropischen Sensibilität wurde von Rothert (Cohn's Beiträge zur Biologie 1896, Bd. 7, p. 3) wesentlich präcisirt und erweitert. Ueber den Hydrotropismus vgl. Bd. II, p. 586; über den Traumatropismus II, p. 588. — Ueber Reizverkettungen im Allgemeinen vgl. auch diesen Bd. II, § 45 und 46.

perceptionsfähig sind. Büsst eine Zone eines derart befähigten Organes, z. B. mit dem Stillstand des Wachsthums, die Actionsfähigkeit ein, so ist dieser Theil natürlich nicht mehr zu einer Krümmungsreaction zu bringen, auch wenn er die tropistische Reizung zu percipiren und auf die anstossenden, krümmungsfähigen Partien zu transmittiren vermag. Schwindet aber in der krümmungsthätigen Partie die Perceptionsfähigkeit, so ist ebenfalls eine räumliche Trennung von Perception und Action erzielt. Das ist z. B. der Fall bei der Wurzel, deren Spitze den geotropischen Reiz percipirt, durch den die selbst nicht perceptionsfähige Streckungszone veranlasst wird, die geotropische Krümmung auszuführen. In diesem Falle geht also die Perceptionsfähigkeit der Urmeristemzellen mit der Gewebedifferencirung verloren. Jedoch werden wir auch noch Beispiele dafür kennen lernen, dass eine bestimmte Sensibilität erst mit der Gewebedifferencirung gewonnen wird, also dem Urmeristem abgeht.

Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, dass diese und andere Arbeitstheilungen auch unvollständig sein können, dass z. B. in einem überall sensibeln Organe die eine Zone in Bezug auf die Perceptions-, die andere in Bezug auf die Actionsfähigkeit bevorzugt sein kann, dass ferner je nach Umständen die directe und die indirecte tropistische Reizung in verschiedener Weise zusammengreifen und zusammenwirken kann. Auch sei hier kurz bemerkt, dass wir nur die nachweisbaren tropistischen Reizungen und Reiztransmissionen im Auge haben, zu denen natürlich nicht Veränderungen der Reactionsfähigkeit gehören, die in irgend einer Weise direct oder indirect veranlasst werden und zu Stande kommen (vgl. II, § 121, 122).

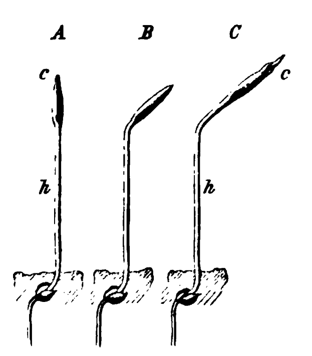


Fig. 69. Keimpflanzen von Panicum miliaceum. *A* ist noch ungereizt, *B* zeigt die nach kürzerer, *C* die nach etwas längerer Zeit eingetretene heliotropische Krümmung. *c* Cotyledon, *h* hypocotyles Glied.

Sehr lehrreich ist die heliotropische Reaction der Gramineenkeimlinge[1]). Unter diesen ist bei Setaria viridis, Panicum miliaceum und einigen anderen Paniceen nur der Cotyledon perceptionsfähig, während die ansehnliche heliotropische Krümmung in dem nicht direct reizbaren Hypocotyl ausgeführt wird (Fig. 69), dem bei Sorghum vulgare eine geringe phototropische Perceptionsfähigkeit zukommt[2]). Eine derartige schwache Sensibilität besitzt ferner der subapicale Theil des Cotyledons von Avena sativa, der bei dieser Pflanze die heliotropische Krümmung ausführt, die der Hauptsache nach durch die hohe phototropische Sensibilität veranlasst wird, welche die Spitze des Cotyledons auch nach dem Auswachsen bewahrt. Bei Keimlingen ist übrigens öfters der apicale Theil des Hypocotyls (bei vielen Cruciferen) oder Epicotyls (bei Vicia sativa) in etwas bevorzugter Weise empfindlich. Jedoch findet

---

1) Das hier Gesagte stützt sich auf die citirten Studien Rothert's.

2) Ich benutze mit Rothert die Bezeichnungen Cotyledon, ohne damit eine bestimmte Ansicht über die noch umstrittene morphologische Deutung dieser Organe aussprechen zu wollen. Vgl. hierüber Goebel, Organographie 1898, p. 602, wo zu ersehen ist, dass man für Cotyledon auch die Bezeichnung Coleoptile oder Cotyledonarscheide, für Hypocotyl aber Mesocotyl anwenden kann.

sich bei anderen Keimlingen (Tropaeolum, Solanum, Coriandrum etc.), wie auch bei sehr vielen anderen Pflanzenorganen, eine annähernd gleiche Vertheilung der heliotropischen Sensibilität.

Die eben erwähnten Fälle von localisirter Perceptionsfähigkeit sind zugleich schöne Beispiele für die Fortleitung des heliotropischen Reizes. Eine ausgezeichnete Reizleitung findet aber auch, ohne dass Perceptions- und Actionszone getrennt sind, in dem Blüthenstiel von Brodiaea congesta (Liliacee) statt, in welchem sich der phototropische Reiz von einer (localisirt) beleuchteten Stelle aus in 3 Stunden bis auf eine Entfernung von $6^1/_2$ cm ausbreitet. Etwas geringer, aber immer noch ansehnlich, fällt die heliotropische Reizleitung, die bei den meisten Pflanzenorganen zurückzutreten scheint, im Stengel von Linum usitatissimum und Coleus aus. Ansehnlich ist ausserdem die Reizleitung in dem Stengel von Galium purpureum, der zugleich ein Beispiel dafür ist, dass die Fähigkeit zur Perception und Fortleitung des heliotropischen Reizes bei dem Erlöschen der Actionsfähigkeit erhalten bleiben kann. Denn das ergiebt sich daraus, dass der basale Theil der Internodien, der länger wachsthumsthätig und actionsfähig bleibt, durch die einseitige Beleuchtung des apicalen Theiles zu einer heliotropischen Krümmung auch dann veranlasst wird, wenn die apicale Region nicht mehr wachsthums- und krümmungsfähig ist[1]).

Ferner ist bekannt, dass die Perception des geotropischen Reizes auf die Wurzelspitze beschränkt ist, von der aus also die geotropische Reaction in der direct nicht reizbaren Streckungszone angeregt wird[2]). In gleichem Sinne functionirt die Wurzelspitze bei der hydrotropischen (II, p. 605), vielleicht auch bei der negativ galvanotropischen (II, p. 594) und der heliotropischen[3]) Reizung als percipirendes Organ. Ebenso wird die traumatropische Krümmungsbewegung von der Wurzelspitze aus dirigirt (II, p. 590). Es ist aber selbstverständlich, dass die tropistische Sensibilität nicht in allen Fällen auf die Wurzelspitze beschränkt sein muss. Thatsächlich scheint der thermotropische (II, p. 580), aerotropische (II, p. 586), rheotropische (II, p. 589) und thigmotropische (II, p. 558) Reiz auch oder sogar allein in der krümmungsthätigen Region percipirt zu werden. Uebrigens konnte man nicht voraussagen, dass, wie es das Experiment erwiesen hat, bei den Gramineen dem Cotyledon, bezw. der Spitze dieses, nicht nur eine bevorzugte Sensibilität für den heliotropischen, sondern auch für den geotropischen (II, p. 605) Reiz zukommt. Diese Perceptionsfähigkeit ist in dem wachsenden und ausgewachsenen Cotyledon vorhanden, während in der Wurzel, wie schon (II, p. 600) bemerkt wurde, die geotropische Sensibilität mit dem Uebergang des Urmeristems in Streckungsgewebe verloren geht.

---

1) Rothert, l. c. p. 139. — Ueber die rheotropische Sensibilität der eben ausgewachsenen Wurzelpartie siehe Bd. II, p. 589.

2) Vgl. Bd. II, p. 604. — Uebrigens vermag auch die Wurzelspitze eine gewisse geotropische Krümmung auszuführen. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 25, p. 361.

3) Rothert (l. c. p. 140; Flora 1894, Ergzbd. p. 207) kam zu keinem sicheren Resultate. Auch durch die Versuche Darwin's (l. c. p. 413) und Kohl's (Die Mechanik d. Reizkrümmungen 1894, p. 26) ist die heliotropische Sensibilität der Wurzelspitze nicht sichergestellt.

Beachtet man, dass die tropistischen Reactionen darauf berechnet sind, die einzelnen Organe einer Pflanze in die den besonderen Functionen entsprechende, also in eine verschiedene Lage zu bringen, so ist es klar, dass nicht nur die Sensibilität der einzelnen Organe specifisch sein, sondern dass auch die Ausbreitung der tropistischen Reizung eingeschränkt sein muss, damit nicht etwa die heliotropische oder eine andere tropistische Reizung des Stengels eine unzweckmässige Krümmungsbewegung der Wurzel u. s. w. veranlasst. Desshalb, und weil im allgemeinen der Zweck der tropistischen Bewegungen erreichbar ist, wenn Perceptions- und Actionszone räumlich zusammenfallen, ist es zu verstehen, dass ein solches Zusammenfallen die Regel ist, und dass die Befähigung zur Transmission der tropistischen Reizungen gewöhnlich zurücktritt oder nur innerhalb enger Grenzen ausgebildet ist[1]). Uebrigens mag die bevorzugte heliotropische Sensibilität der apicalen Teile verschiedener Keimpflanzen einen gewissen Vortheil gewähren, weil hierdurch sogleich mit dem Hervortreten aus dem Boden die Wendung nach dem Lichte beginnt, und zu diesem Zwecke, vermöge der ductorischen Verkettung, auch die noch im Boden steckenden und dem directen Lichtreiz entzogenen Theile nutzbar gemacht werden. Auch erscheint es zweckentsprechend, dass von der im Boden vordringenden Wurzelspitze die Directiven ausgehen, durch welche dieselbe und mit ihr der Neuzuwachs in die geotropische u. s. w. Gleichgewichtslage gebracht werden (vgl. II, § 131). Da aber z. B. die Keimstengel mit gleichmässiger Vertheilung der heliotropischen etc. Sensibilität zeigen, dass auch unter diesen Umständen die zweckentsprechende Orientirung zu erreichen ist, so darf man in den besagten Fällen die Bedeutung der Separation und Localisation bestimmter tropistischer Sensibilitäten nicht überschätzen. Ohnehin ist es nicht zulässig, in diesen Fragen bestimmte Schlüsse allein auf Grund teleologischer Erwägungen zu ziehen, nach denen es z. B. zunächst besonders zweckentsprechend erscheinen mag, wenn der Blattstiel durch die directive Wirkung der Lamina veranlasst wird, diese in die phototropische Lichtlage zu führen. Dessenungeachtet scheint die heliotropische Sensibilität in keinem Falle auf die Lamina beschränkt zu sein, deren Orientirung wahrscheinlich immer durch das Zusammengreifen verschiedener Processe und Reactionen bewirkt wird (II, § 132).

Fassen wir aber nicht, wie bisher, makroskopische, sondern kleinere Distanzen in das Auge, so sind auch tropistische Reizübermittelungen in jedem Organe zu erwarten. Denn voraussichtlich sind nicht alle Zellen in gleicher Weise perceptionsfähig, und ferner muss durch correlative (irritatorische und mechanische) Wechselwirkungen dafür gesorgt werden, dass in den einzelnen Gewebeschichten die der Einkrümmung entsprechende Wachsthumsthätigkeit zu Stande kommt (II, § 129). In Bezug auf die Ranken ist es ohne weiteres klar, dass von der zunächst durch die Berührung gereizten Epidermis eine Reizfortpflanzung ausgeht, welche eine ansehnliche Wachsthumssteigerung in der gegenüberliegenden Flanke auslöst, die bei den dorsiventralen Ranken nicht direct reizbar ist (II, § 89). Dass aber auch bei anderen tropistischen Reizungen

---

1) Aus II, § 45 und 46 ist zu ersehen, dass auch anderweitige Reizverkettungen, je nach Zielen und Zwecken, localisirt bleiben oder sich bis in die fernsten Organe ausbreiten.

bestimmte Zellen oder Gewebe in bevorzugter Weise perceptionsfähig sind, werden wir weiterhin sehen (II, § 129).

Ferner zeigen z. B. Mucor, Caulerpa etc., dass mit der functionellen Arbeitstheilung die Glieder einer Zelle mit verschiedener tropistischer Reizbarkeit ausgestattet sind und sein müssen (vgl. z. B. II, p. 565, 576). Die Versuche Steyer's[1]) beweisen zudem, dass bei Phycomyces die heliotropische Sensibilität auf die wachsthumsthätige Spitze des Sporangiumträgers beschränkt ist. Demgemäss löst eine localisirte einseitige Beleuchtung unterhalb der Wachsthumszone keine heliotropische Reaction aus, weil der Protoplast in dieser Zone entweder nicht befähigt ist, den heliotropischen Reiz zu percipiren, oder durch den percipirten Reiz einen directiven Einfluss auf die actionsfähige Spitze auszuüben. Uebrigens ist ein jeder Protoplast ein gegliederter Organismus, dessen Organe sicherlich in verschiedener Weise reizbar und perceptionsfähig sind (vgl. II, p. 366; § 140).

Am einfachsten und sichersten lässt sich die **Vertheilung der heliotropischen Sensibilität,** also auch die Fortleitung des heliotropischen Reizes, ermitteln, weil man die einseitige Beleuchtung durch entsprechende Abhaltung oder Zuführung des Lichtes beliebig localisiren kann. So wird, wie Darwin (l. c.) und Rothert (l. c.) zeigten, in dem Keimling von Panicum etc. (II, p. 600) durch die einseitige Beleuchtung keine Krümmungsreaction ausgelöst, wenn der Cotyledon mit Stanniol umhüllt ist, während die heliotropische Krümmung des Hypocotyls in vollem Maasse eintritt, wenn dieses verdunkelt oder allseitig gleich stark beleuchtet, der Cotyledon aber einseitig beleuchtet ist. Alle diese Experimente lassen sich ausführen, ohne dass die Pflanze verletzt oder in abnorme Bedingungen gebracht wird. Zudem hat Rothert constatirt, dass durch die Umhüllung mit Stanniol etc. die normale Reactionsfähigkeit der Pflanzen nicht alterirt wird. — Ueber die bei Phycomyces angewandte Methode vgl. Steyer, l. c. p. 6.

Bei den Blättern bestehen augenscheinlich specifische Differenzen. Speciell bei dem Blatte von Malva verticillata wird nach Vöchting[2]) bei alleiniger Beleuchtung der Lamina ein directiver Reiz zu dem verdunkelten Blattstiel transmittirt, durch welchen der obere, gelenkartige Theil desselben veranlasst wird, so zu arbeiten, dass die Lamina in die diaphototrope Stellung geführt wird. Da aber auch der Blattstiel heliotropisch reagirt, so wird in ihm unter normalen Verhältnissen die directe und die indirecte heliotropische Reizung zusammenwirken. Ferner wird nach Czapek[3]) durch die Verdunklung der Blattlamina von Cornus sanguinea, Linaria cymbalaria, Viola odorata etc. die Befähigung zu einer phototropischen Orientirungsbewegung aufgehoben. Dagegen vermochten Rothert[4]) bei Tropaeolum minus, Krabbe[5]) bei Fuchsia und Phaseolus eine phototropische Direction des Blattstieles (bezw. des Blattgelenkes von Phaseolus) durch die Lamina nicht nachzuweisen. Uebrigens sind die Factoren, die unter normalen und abnormen Bedingungen bei den tropistischen Orientirungsbewegungen der Blätter betheiligt sind, noch nicht genügend aufgehellt (vgl. II, § 132). So ist es auch noch fraglich ob, wie es nach Czapek (l. c. p. 274) scheint, in gewissen Fällen eine

---

1) K. Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 6.
2) Vöchting, Bot. Zeit. 1888, p. 519.
3) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 274. Der Gegenstand bedarf näherer Untersuchung.
4) Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 121.
5) Krabbe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 256.

geotropische Reizung in der Lamina percipirt und von dieser aus zu dem Blattstiel transmittirt wird. — Ueber Blüthen vgl. Bd. II, § 132.

Die Beschränkung der Perception des geotropischen Reizes auf die Wurzelspitze wurde von Darwin[1]) auf Grund der Thatsachen angenommen, dass die decapitirte Wurzel nicht reagirt, während eine Krümmungsbewegung erfolgt, wenn die Decapitation nach zuvoriger geotropischer Induction (II, § 123) vorgenommen wird. Sind diese Argumente auch nicht streng beweisend, weil die geotropische Sensibilität durch die Verwundung für einige Zeit aufgehoben wird (II, § 121), so wurde doch die Ansicht Darwin's zum guten Theil mit Unrecht angefochten (vgl. II, p. 599, Anm. 2). Thatsächlich hatte Darwin das Richtige getroffen, wie von Czapek[2]) erwiesen wurde. Dieser liess die Wurzelspitze in ein gebogenes Glaskäppchen wachsen (vgl. Fig. 70 bei *k*) und erreichte auf diese Weise, dass der apicale Spitzentheil dauernd rechtwinkelig gegen die subapicale Region gerichtet blieb, während durch die Wachsthumsthätigkeit (vgl. II, p. 9) einmal das Glaskäppchen im Raume fortrückte, und zugleich ein jedes der von dem Urmeristem geschaffenen Zuwachselemente nach einer gewissen Fortbildung aus dem Glaskäppchen herausgeschoben wurde. Wird nun das bis dahin an die horizontale Achse des Klinostaten befestigte Object so aufgestellt, dass die Wurzelspitze vertical abwärts, die übrige Wurzel aber horizontal gerichtet ist, so erfolgt keine Krümmung. Bei jeder anderen Aufstellung wird aber in der Streckungs-

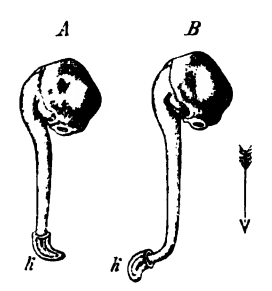


Fig. 70. Lupinus albus. (Verkleinert.) An dem Keimling, der vom Klinostaten in die Stellung *A* kam, hatte sich, bei Aufenthalt im dampfgesättigten Raume, nach 24 Stunden die in der Fig. *B* wiedergegebene geotropische Reaction vollzogen. Durch den Pfeil ist die Lothlinie angezeigt.

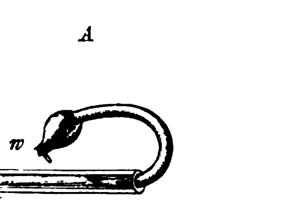




Fig. 71. Setaria italica. Nachdem die Wurzeln bis auf Rudimente (*w*) abgeschnitten waren, wurde der Cotyledon in das Glasröhrchen *a* geschoben, und der Keimling in horizontale Lage gebracht. Bei *A* ist also im Hypocotyl eine Krümmung von ca. 180 Grad ausgeführt, die bei *B* noch weiter fortgeschritten ist, so dass eine Schlinge entstand. Vergr. 2/1.

zone (II, p. 9 u. § 128) eine Krümmungsbewegung ausgelöst, die so lange anhält, bis die Wurzelspitze in die verticale Gleichgewichtsstellung gebracht ist. Diese Krümmung fällt also wie in *B* Fig. 70 aus, wenn die Wurzel vom Klinostaten in die durch *A* gekennzeichnete Stellung gebracht wird. Aus der Thatsache, dass keine Krümmung erfolgt, wenn die Wurzelspitze vertical, die Streckungszone horizontal gerichtet ist, ergiebt sich zugleich, dass die Streckungszone (Actionszone) nicht befähigt ist, den geotropischen Reiz zu percipiren.

Damit die Versuche gelingen, muss dafür gesorgt sein, dass die Wurzel leicht in der angewandten Glaskappe gleitet, dass also nicht durch Einklemmen etc. Wachsthumsstörungen u. s. w. eintreten, die offenbar die Ursache waren,

---

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 448.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 243. In gleicher Weise verhalten sich die Nebenwurzeln, l. c. p. 263.

dass Wachtel[1]) zu keinem Resultate gelangte. Die richtig durchgeführten, gelungenen Versuche sind aber völlig beweisend, da an den intacten und gut wachsenden Wurzeln die Krümmungsreactionen nachweislich nur bei der besagten Angriffsrichtung der Schwerkraft ausgelöst werden. Uebrigens hat Czapek (l. c. p. 336) später dargethan, dass sich ebenso diejenigen Wurzeln verhalten, welche nach der Entfernung des Glaskäppchens zunächst noch die ihnen aufgedrängte, gekrümmte Form beibehalten.

Ausserdem ergiebt sich die bevorzugte geotropische Sensibilität der Wurzelspitze daraus, dass sich die Actionszone nicht nur bis zur Verticalstellung, sondern über diese hinaus krümmt, wenn die Spitze durch Einführung in ein Röhrchen in horizontaler Lage erhalten wird und desshalb dauernd der geotropischen Reizung ausgesetzt ist[2]). Diese Methode hat Fr. Darwin[3]) zuerst benutzt, um nachzuweisen, dass bei den Keimlingen der Paniceen der Cotyledon nicht nur den heliotropischen sondern auch den geotropischen Reiz percipirt (Fig. 71). Auf diese Weise ist natürlich nicht ermittelbar, ob die krümmungsthätige Region gar nicht perceptionsfähig ist. Auch ist zu beachten, dass vielleicht abnorme Reactionsverhältnisse daraus entspringen, dass es der Pflanze nicht gelingt, die sensible Region in die normale Gleichgewichtslage zu bringen[4]).

Auch für den **Hydrotropismus** wurde durch Darwin's[5]) Versuche nicht streng erwiesen, dass der hydrotropische Reiz in der Wurzelspitze percipirt wird. Dieses ergiebt sich aber daraus, dass nach Molisch[6]) die hydrotropische Reizung auch dann erfolgt, wenn die Wurzel bis auf die Spitze mit nassem Seidenpapier umhüllt ist. Da ausserdem nach meinen Erfahrungen[7]) die Reizreaction ausbleibt, wenn nur die Wurzelspitze mit nassem Seidenpapier umkleidet, die übrige Wurzel aber frei ist, so folgt, dass die hydrotropische Perceptionsfähigkeit allein in der Wurzelspitze ausgebildet ist.

Wie in dem Cotyledon der Gramineen die heliotropische und geotropische Sensibilität nicht gleichmässig vertheilt sind, so wird vermuthlich in der Wurzelspitze die geotropische Sensibilität mit der fortschreitenden Gewebedifferenzirung allmählich abnehmen (vgl. II, p. 600). Mit dieser Annahme stehen im Einklang die Versuche von Czapek[8]), nach denen bei den Wurzeln von Lupinus, Faba etc. die Länge des geotropisch sensibeln Spitzentheils ca. 1,5 mm beträgt. Denn wenn mit Hilfe eines Glaskäppchens eine kürzere Zone senkrecht abgelenkt und dann in eine verticale Lage gebracht wird (vgl. Fig. 70), so erfolgt noch eine geotropische Krümmung, weil noch eine Partie des sensibeln Spitzentheils in hori-

---

1) Vgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 312, u. das Referat von Wachtel's Arbeit in Bot. Ztg. 1899, p. 227. [E. Richter, Zur Frage nach der Function der Wurzelspitze 1902, kam mit der Käppchenmethode zu keinem Resultate.]

2) Fr. Darwin, Proceedings of the Cambridge Philosoph. Society 1901, Bd. 11, p. 133. [Linnean Soc. Journal 1902, Bd. 35, p. 266.]

3) Fr. Darwin, Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 568. — Die bevorzugte geotropische Sensibilität der Spitze des Cotyledons war bereits wahrscheinlich gemacht durch Beobachtungen Rothert's (Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 189) und Czapek's (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 254). [J. Massart, Sur l'irritabilité d. plantes superieures 1902, hat mit dieser Methode Wurzeln und Sprosse geprüft.]

4) Vgl. Miehe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 590, u. dieses Buch II, § 121.

5) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 154. Vgl. Rothert, Flora 1894, Ergzbd. p. 208.

6) H. Molisch, Sitzungsber. d. Wien. Acad. 1883, Bd. 88, Abth. 1, p. 897.

7) Vgl. Rothert, l. c. p. 212; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 316.

8) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 262; Bericht. d. botan. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. (117).

zontale Lage kommt. Somit kann die geotropische Perceptionsfähigkeit nicht auf die äusserste Spitze des Vegetationspunktes oder auf die Calyptrogenschicht u. s. w. beschränkt sein[1]). Ob gerade diese oder andere Zellen in bevorzugtem Grade sensibel sind, ist aus dem Verhalten nach operativen Eingriffen nicht leicht zu entscheiden, da durch die Verwundung und den hergestellten Defect verwickelte Reactionen und Verhältnisse geschaffen werden, durch welche auch die tropistischen Reizvorgänge direct oder indirect, sowie transitorisch oder permanent modificirt werden können (vgl. II, § 38, 121).

So hat Rothert[2]) gezeigt, dass bei den Gramineen (Paniceen, Avena etc.) durch das Abschneiden der Spitze des sensibeln Cotyledons die heliotropische und geotropische Reizbarkeit für einige Stunden gänzlich aufgehoben wird. Gleichzeitig wird eine Verlangsamung der Zuwachsbewegung hervorgerufen (vgl. II, p. 158), die indess nicht hindert, dass eine schon activirte Krümmungsbewegung fortgeführt und eine bereits inducirte Reizung activirt wird. Analog verhalten sich die Wurzeln, bei denen auch schon longitudinale, sowie transversale Einschnitte oder Einstiche (obgleich das percipirende Organ nicht entfernt wird) eine mehrstündige bis zweitägige Sistirung der geotropischen Sensibilität veranlassen[3]). Da aber durch die Verwundung zugleich eine energische Regenerationsthätigkeit erweckt wird, so ist es schon desshalb schwer oder unmöglich, mit Hilfe von operativen Eingriffen die Betheiligung eines bestimmten Zellcomplexes an der Reizperception zu ermitteln. Die specifischen Eigenheiten der Organismen und der Umstand, dass die Verletzung bei den Cotyledonen der Gramineen ein ausgewachsenes oder doch ein differenzirtes Gewebe, bei den Wurzeln aber das Urmeristem trifft, machen es begreiflich, dass die Erfolge in beiden Fällen nicht ganz identisch ausfallen. Somit ist es auch nicht auffallend, dass die besprochene Sistirung der Sensibilität bei der Wurzel durch einen jeden Einschnitt, bei dem Cotyledon der Gramineen aber nach Rothert nur durch eine völlige Abtrennung eines Spitzentheils, also durch eine völlige Aufhebung der Continuität und der correlativen Beziehungen, verursacht wird.

In der traumatischen Sistirung der heliotropischen und geotropischen Sensibilität einerseits, und in der Verlangsamung der Zuwachsbewegung andererseits, treten uns zwei besondere Reactionen entgegen, die durch denselben äussern Eingriff hervorgerufen werden. Natürlich ist aber nur dann, wenn die Actionszone direct reizbar ist (bei Avena, vgl. Rothert l. c.), nachweisbar, dass die Processe, durch

---

1) Nach Czapek (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 230; l. c. 1901, p. (119) dürfte das ganze Meristem und das anschliessende jugendliche Gewebe perceptionsfähig sein. Die Annahmen von Firtsch und von Němec über Localisation der Perception in der Wurzelhaube, oder in gewissem Theile dieser, basiren auf Experimenten, die nicht beweisend sind, sowie auf noch nicht sichergestellten Vorstellungen über den Vorgang der Reizauslösung (vgl. II, § 127). Vgl. die Lit. bei Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 230, und Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. (117). Nach Wachtel (vgl. Czapek, l. c. 1901, p. 118) kehrt übrigens an geköpften Wurzeln die geotropische Reizbarkeit zurück, bevor das Meristem der Wurzelspitze regenerirt ist. Vgl. auch B. Němec, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 98, u. Fünfstück's Beiträge z. wissenschaftl. Botanik 1901, Bd. 4, p. 193. — Am Cotyledon der Gramineen verhindert nach Czapek (l. c. 1898, p. 255) das Abziehen der Epidermis die Perception des geotropischen Reizes nicht. — Ueber Traumatropismus vgl. II, p. 590. — Ueber die percipirenden Gewebe in Stengeln vgl. II, § 129.

2) Rothert, Cohn's Beiträge z. Biolog. 1896, Bd. 7, p. 191, 211.

3) Czapek, l. c. 1898, p. 202; l. c. 1901, p. (118); Němec, Jahrb. f. wiss. Botan. l. c. p. 97. — Es ist übrigens begreiflich, dass nach solchen Einschnitten die Perceptionsfähigkeit schneller wiederkehrt, als nach der völligen Entfernung der Wurzelspitze.

welche die Sistirung der Sensibilität bewirkt wird, ebensogut fortgeleitet werden, wie die Processe, welche die Retardirung des Wachsthums verursachen. Näheres über diese Processe ist, wie auch bei anderen analogen Vorgängen, nicht bekannt (vgl. II, § 77, 119). Jedoch muss bei Avena das Wegschneiden der Spitze des Cotyledons entweder zur Folge haben, dass die heliotropische Perceptionsfähigkeit ganz ausgeschaltet wird, oder dass die erweckten sensorischen Vorgänge nicht bis zur Auslösung der ductorischen Processe fortschreiten. Denn nach Rothert[1]) wird durch die Verwundung die Fortleitung des einmal ausgelösten ductorischen Processes nicht aufgehoben, wie sich daraus ergiebt, dass die heliotropische Nachwirkungskrümmung auch dann beginnt und fortschreitet, wenn die Decapitirung nach kurzer einseitiger Beleuchtung der Spitze des Cotyledons vorgenommen wird, also bevor die ductorischen Processe in vollem Maasse bis zur Actionszone fortgeleitet sind. Einen solchen Schluss gestatten die bisherigen Untersuchungen über die geotropische Nachwirkung in der Wurzel nicht, da diese erst nach einer längeren Induction verfolgt wurde[2]). Immer ist aber zu beachten, dass bei der correlativen Verkettung aller physiologischen Vorgänge (II, § 45) die verschiedenen traumatischen Reactionen einen mehr oder weniger weitgehenden Einfluss auf die schon inscenirten ductorischen Processe ausüben werden. So ist es vielleicht zu erklären, dass Czapek[3]) bei der Wurzel von Lupinus keine geotropische Nachwirkung fand. Auch ist es begreiflich, dass dann, wenn das Decapitiren nach kurzer Induction ausgeführt wird, die Intensität der bis dahin ausgelösten Leitprocesse nicht ausreicht, um im Zusammenwirken und im Conflict mit den anderweitigen, bestehenden und erweckten Bestrebungen eine geotropische etc. Nachwirkung zu erzielen[4]). Uebrigens ist die decapitirte Wurzel in der traumatischen Stimmung actions- und reactionsfähig und vermag augenscheinlich auch gewisse directe tropistische Reizungen (Rheotropismus etc., vgl. II, p. 589) zu percipiren.

Reizleitung. Unter Bezugnahme auf frühere Betrachtungen (II, § 53, 95) genügt es hier, noch einige Erfahrungen über die Fortleitung der tropistischen Reize mitzutheilen. Durch diese Fortleitung, die sich in allen bekannten Fällen auf eine mässige Distanz erstreckt (II, p. 599), wird bei den Paniceen die Reizung von dem Cotyledon auf das Hypocotyl, also auf ein anderes Organ, übermittelt. Dasselbe würde der Fall sein, wenn, wie es Copeland[5]) wahrscheinlich zu machen sucht, die positiv geotropische Krümmung gewisser Hypocotyle und Samenlappen durch ductorische Processe veranlasst wird, welche von der percipirenden Wurzelspitze ausgehen.

---

1) Rothert, l. c. p. 200.

2) Ch. Darwin, l. c. p. 466, decapitirte, nachdem die Wurzeln 1—1½ Stunden horizontal gehalten worden waren. — Warum durch diese Nachwirkungen nicht die Localisirung der Reizperception auf die Wurzelspitze erwiesen wird, ist z. B. bei Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 252 erörtert. — Ueber die Nachwirkung bei kürzerer Inductionszeit vgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 219.

3) Czapek, l. c. 1895, p. 252.

4) Aus derartigen Verhältnissen erklären sich auch die Resultate, welche B. Němec (Fünfstück's Beiträge z. wiss. Bot. 1901, Bd. 4, p. 186) bei traumatischer Beeinflussung der zuvor geotropisch inducirten Wurzeln erhielt. Thatsächlich ist durch diese Untersuchungen von Němec in keiner Weise präcisirt, ob in der traumatischen Stimmung der Wurzel die geotropische Reizbarkeit ganz ausgeschaltet ist, oder ob die sensorischen Processe bis zu einem gewissen Grade ausgelöst werden.

5) E. B. Copeland, Botanical Gazette 1901, Bd. 31, p. 410. Vgl. diesen Bd. II, p. 563.

Die tropistischen Reizungen werden, wie die meisten Reize in der Pflanze, nur langsam fortgeleitet. So rückt unter günstigen Bedingungen der heliotropische Reiz bei Avena, Brodiaea in 5 Min. etwa 1—2 mm[1]), der von der Wurzelspitze ausgehende geotropische Reiz in 5 Min. etwa 1 mm fort[2]). Bei sensibeln Ranken muss sich der Reiz aber in 5 Min. mindestens um 18 mm fortpflanzen, wie sich aus der zeitlichen Differenz zwischen der Application des Contactreizes und dem Beginn der Wachsthumsbeschleunigung in der antagonistischen Flanke (bezw. der hierdurch bewirkten Krümmungsreaction) entnehmen lässt[3]). Vermuthlich wird sich die tropistische Reizung, da wo es angeht, nicht nur einseitig ausbreiten. Doch scheint nach Rothert (l. c. p. 62) in dem Cotyledon von Avena der heliotropische Reiz wesentlich nur in basipetaler Richtung fortgeleitet zu werden.

Da der Cotyledon von Avena nur zwei nicht communicirende Leitstränge enthält, so ist es leicht, durch zwei geeignete Einschnitte die Continuität der Gefässbündel zu unterbrechen und darzuthun, dass der heliotropische Reiz ohne Mithilfe der Gefässbündel, also im Grundgewebe, geleitet wird[4]). Ferner ist in der Wurzel das Rindengewebe zur Uebermittlung der geotropischen[5]), sowie der traumatropischen[6]) Reizung befähigt, da diese Krümmungen in der Actionszone auch dann eintreten, wenn zwischen dieser und der Wurzelspitze ein Einschnitt so angebracht ist, dass die lebendige Continuität nur noch durch einen Rindenstreif unterhalten wird. Natürlich müssen nicht überall gleiche Verhältnisse bestehen (vgl. II, § 95). So erlischt z. B. bei Tradescantia fluminensis die geotropische Reactionsfähigkeit des Stengelknotens, wenn zwischen diesem und dem nächst jüngeren Knoten die Continuität der Gefässbündel aufgehoben wird[7]). Ohnehin dürften diejenigen Reizverkettungen, welche durch den Stoffverkehr regulirt werden (II, § 45), ebenso wie dieser, in erster Linie mit Hilfe der Leitbahnen hergestellt und erhalten werden.

Beachtenswerth ist, dass der geotropische[8]), sowie der traumatropische[9]) Reiz in der Actionszone auch dann eine normal gerichtete Krümmungsbewegung auslösen, wenn unterhalb der percipirenden Wurzelspitze an zwei gegenüberliegenden Flanken, in etwas verschiedener Höhe, je ein transversaler, bis über die Mitte gehender Einschnitt angebracht ist. Hieraus ergiebt sich nämlich, dass zur Erzielung der bestimmten directiven Wirkung der Reiz von der Wurzelspitze aus nicht geradlinig verlaufen muss. Wie die Direction erzielt wird, ist freilich in diesem Falle ebenso unbekannt, wie z. B. in Bezug auf die formative Thätigkeit,

---

1) Rothert, l. c. p. 137, 209. Vgl. diesen Bd. II, p. 601.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 219.

3) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 610. Vgl. II, § 87, 88.

4) Rothert, l. c. p. 63, 209. Bei dieser Pflanze gilt nach Czapek (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 255) Gleiches für den geotropischen Reiz. Damit ist nicht gesagt, dass in diesem und den folgenden Fällen dem Leitbündel die Fähigkeit zur Reizleitung abgehe.

5) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 220.

6) J. B. Pollock, Botanic. Gazette 1900, Bd. 29, p. 24.

7) H. Miehe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 527. Vgl. II, § 121.

8) Czapek, l. c. 1898, p. 220. Vgl. auch Němec (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 96). Němec giebt an anderer Stelle (Fünfstück's Beiträge z. wissenschaftl. Bot. 1901, Bd. 4, p. 207) an, dass nach dem Durchstechen der Actionszone der Wurzel die Reizreaction nur bis zu der verletzten Stelle fortschreite. Vgl. auch Němec, Die Reizleitung u. die reizleitenden Structuren 1901, p. 134.

9) Pollock, l. c. p. 24.

die ebenfalls in normalen und abnormen Verhältnissen durch correlative Nah- und Fernwirkungen in bestimmter Weise gelenkt wird.

Da nichts Näheres über die tropistischen Leitprocesse bekannt ist, so müssen wir einfach auf die allgemeinen Erörterungen in Bd. II, p. 226 verweisen. Mit Sicherheit darf man aber wohl annehmen, dass die directive Reizleitung auf die lebendige Continuität, also auf die Plasmaverbindungen, angewiesen ist. Damit stehen die Erfahrungen Czapek's[1]) im Einklang, nach denen die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Reizleitung durch die Aussenbedingungen in ähnlicher Weise beeinflusst werden, wie die Perception und überhaupt die sensorischen Processe. Nach den oben erwähnten Erfahrungen über die Reizleitung bei Anbringung transversaler Einschnitte ist zu erwarten, dass die überall vorhandenen Plasmaverbindungen[2]) nicht derart vertheilt sind, dass durch ihre Anordnung ein für allemal eine ganz bestimmte (z. B. eine geradlinige) Leitbahn gesichert ist. Die Plasmafibrillen, die Němec[3]) auch als die Leitbahnen für die Transmission tropistischer Reize ansprach, können höchstens in dem früher (II, p. 228) angedeuteten Sinne die Reizfortpflanzung in einer bestimmten Richtung beschleunigen. Die entscheidenden Leitbahnen können aber diese Plasmafibrillen schon desshalb nicht sein, weil sie in jeder einzelnen Zelle separirt sind, also kein zusammenhängendes lebendiges Leitsystem bilden. Zudem sind diese ansehnlichen Fibrillen offenbar nur temporäre Differenzirungen, die, soweit sich beurtheilen lässt, nicht überall da vorhanden sind oder sein müssen, wo Reizleitung stattfindet[4]). In der Zunahme reducirender Stoffe etc., welche nach Czapek[5]) in der geotropisch gereizten Wurzelspitze eintritt und von dieser aus fortschreitet, liegt wahrscheinlich nur eine Reaction vor, die erst durch die ausgelösten primären sensorischen und ductorischen Processe veranlasst wird.

§ 121. Beispiele für die autogene und aitiogene Veränderung der Reizbarkeit.

Ebenso wie andere Eigenschaften werden auch die tropistischen Befähigungen mit der fortschreitenden Entwickelung ausgebildet oder modificirt. Die specifischen tropistischen Reactionen der Sprosse, Wurzeln etc. kommen überhaupt erst mit der Anlage dieser Organe in Frage und stellen sich öfters erst in

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 221. Vgl. II, § 53. — Aus der Thatsache, dass Stengel, Wurzeln etc. im plasmolysirten Zustande nicht geotropisch reagiren, ist kein bestimmter Schluss zu ziehen. Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 578.

2) Vgl. die Bd. II, p. 219 citirte Literatur, sowie die inzwischen erschienenen Arbeiten von Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 493, und Kienitz-Gerloff, Ber. d. bot. Gesellsch. 1902, p. 93.

3) B. Němec, Die Reizleitung und die reizleitenden Structuren 1901, p. 135; Biologisches Centralblatt 1901, Bd. 21, p. 529.

4) Näheres bei Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich 1901, p. 150; Biol. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 369; Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, p. 569. — Ueber die Reizleitung in Nerven vgl. Verworn, Das Neuron in Anatomie und Physiologie 1900, sowie das Sammelreferat von Boruttau, Ztschr. f. allgem. Physiolog. von Verworn 1901, Bd. 1, p. 129.

5) Czapek, l. c. p. 208 u. Ber. d. bot. Gesellsch. 1901, Generalvers. p. (122).

einem gewissen Entwickelungsstadium ein. So reagiren z. B. die noch in der Knospenlage befindlichen oder eben aus dieser hervortretenden Stengel und Blätter zumeist noch nicht geotropisch und heliotropisch. Auch pflegen die Stengelknoten erst mit einer gewissen Entwickelung die geotropische Reactionsfähigkeit zu gewinnen, die sich in dem Stengelknoten von Dianthus bannaticus sogar erst einstellt, nachdem er seine volle Grösse erreicht hat[1]. Bei Spirogyra, Bacterien und anderen Asomatophyten (II, § 2) stehen natürlich nur embryonale Zellen zur Verfügung, und bei den Schimmelpilzen vollziehen sich die tropistischen Perceptionen und Actionen in der embryonalen Spitze des Fadens (vgl. II, p. 603). Ferner haben wir schon erfahren, dass die geotropische Sensibilität, welche auf die Wurzelspitze beschränkt ist, mit dem Uebergang des jugendlichen Gewebes in Streckungsgewebe verloren geht, während in anderen Fällen die tropistische Sensibilität mit dem Erlöschen der Actionsfähigkeit nicht aufhört (vgl. II, § 120). Auch ist bereits dargelegt, dass und wie eine autogene Verschiebung der geotropischen, heliotropischen etc. Sensibilität nicht selten benutzt wird, um ein Organ, bei Constanz der Aussenbedingungen, in eine andere Gleichgewichtslage überzuführen, oder um durch wiederholten Stimmungswechsel eine periodische Bewegung zu erzielen (Circumnutation der Schlingpflanzen etc. — Vgl. II, p. 388, 564, 576, 596).

Ausserdem kann bekanntlich durch die Veränderungen der Aussenbedingungen ein Stimmungswechsel veranlasst werden, der, ebenso wie in anderen Fällen, entweder (ohne Verschiebung der Gleichgewichtslage) nur den zeitlichen Verlauf oder den Charakter der tropistischen Reaction modificirt. Während wir auf diese Erfolge, soweit sie durch eine mehr oder weniger weitgehende Verschiebung der Gleichgewichtslage markirt werden, etwas näher einzugehen haben, ist es nicht geboten, Einzelheiten über die rein formale Bedeutung von Temperatur, Licht und anderen Factoren zu bringen, da das Wesen dieser Beziehungen an anderer Stelle zur Genüge behandelt ist (II, § 20, 81, 105). Jedoch ist es am Platze, auf die physiologisch bedeutungsvollen Fälle hinzuweisen, in welchen es gelang, durch die ungleiche Beeinflussung der Partialfunctionen einzelne Glieder des Reizprocesses auszuschalten (vgl. II, § 105).

Es wurde bereits (II, p. 533) im Zusammenhang mit anderen Reizbewegungen mitgetheilt, dass die heliotropische Reaction von Keimstengeln schon bei einer Partiärpressung des Sauerstoffs erlischt, bei welcher noch die geotropische Krümmungsbewegung ausgelöst wird, dass ferner in einer verdünnten Luft, in welcher keine Reaction eintritt, auch keine Perception und keine Nachwirkung dieser tropistischen Reizungen nachweisbar ist. Dagegen vermag nach Czapek[2] die Wurzel von Lupinus den geotropischen Reiz sogar im sauerstofffreien Raum zu percipiren. Denn wenn in einem solchen die Wurzel bei 0 bis +2 C. während 24 Stunden in horizontaler Lage gehalten war, so wurde nach dem Zurückbringen in Luft und in höhere Temperatur, als Folge der geotropischen Induction, auf dem Klinostaten eine Krümmungsbewegung ausgeführt.

---

1) R. Barth, Die geotropische Wachsthumskrümmung der Knoten 1894, p. 8, 28. — Vgl. II, § 128. Analoges gilt für die Entwickelung der Sensibilität bei Ranken, im Gelenkpolster von Mimosa etc.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 277.

Uebrigens wird auch bei Luftzutritt in Folge der Erniedrigung der Temperatur die geotropische Action früher gehemmt, als die Perception des geotropischen Reizes[1]. Infolgedessen sind Lupinenwurzeln, die während 18 Stunden bei 0 bis +2 C. horizontal aufgestellt waren, geotropisch inducirt und führen desshalb nach der Uebertragung in eine günstige Temperatur eine Nachwirkungsbewegung aus, die freilich schon desshalb nicht ansehnlich ausfällt, weil durch die niedrige Temperatur die sensorischen Processe beeinträchtigt werden, und weil unter Umständen die Actionsfähigkeit der Wurzel für einige Zeit herabgestimmt wird (II, § 63). Ein ähnliches Resultat wie bei niedriger Temperatur wurde von Czapek (II, p. 535) mit Keimwurzeln auch bei genügend intensiver Einwirkung von Chloroform, Kohlensäure, Coffein erhalten.

Bemerkt sei noch, dass nach Czapek[2] die Reizaufnahmefähigkeit des geotropisch sensibeln Organes, analog wie die Athmung (I, p. 572), mit der Erhöhung der Temperatur dauernd steigt, während die Curve der Zuwachsbewegung von einem gewissen Temperaturgrade, vom Optimum ab, fällt (II, p. 78). Ferner sei noch darauf hingewiesen, dass durch die Verletzung des Cotyledons von Avena etc., sowie der Wurzelspitze verschiedener Pflanzen transitorisch die Perceptionsfähigkeit, aber nicht immer die Fortleitung der inducirten tropistischen Reaction sistirt wird (II, p. 606), dass weiter durch die mechanische Hemmung des Wachsens (durch Eingipsen) die tropistische Perceptionsfähigkeit nicht aufgehoben wird.

Die Sistirung der Perceptions- oder der Reactionsbefähigung sind zugleich Beispiele für die aitiogene Modification der tropistischen Eigenschaften. Ausserdem kann durch äussere Eingriffe und Veränderungen ein Stimmungswechsel hervorgerufen werden, der in manchen Fällen eine auffällige Verschiebung der tropistischen Gleichgewichtslage, also eine tropistische Bewegung bei Constanz des tropistischen Reizes, zur Folge hat. Ein solcher Effect kann sowohl durch diffuse, als auch durch einseitige Reize, überhaupt durch eine modificirte Inanspruchnahme, ferner direct und indirect verursacht werden[3]. Auch ist es einleuchtend, dass ein Organ entweder sogleich die den veränderten Aussenbedingungen entsprechende Stimmung annimmt und dem entsprechend, soweit es reactionsfähig ist, reagirt, oder dass ein bestimmter tonischer Zustand allmählich durch die während der Entwickelung herrschenden Constellationen angezüchtet wird[4].

---

1) Czapek, l. c. p. 272; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 195.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 32, p. 198, 303.

3) Im Folgenden wird die Bekanntschaft mit II, § 107—109 vorausgesetzt.

4) Vgl. I, p. 16; II, p. 77, 361. Wir halten uns hier sachgemäss an die schon vorhandenen Organe, sehen also von solchen Fällen ab, in welchen durch die Ausseneinflüsse die Bildung des mit einer specifischen Reactionsfähigkeit ausgestatteten Organes veranlasst wird (vgl. II, Kap. VI, VII und II, p. 559). Es ist einleuchtend, dass sich schon desshalb keine scharfe Grenze ziehen lässt, weil die modificirte Stimmung unter Umständen erst in denjenigen Theilen eines fortwachsenden Organes (bei Bacterien erst in denjenigen Individuen) bemerklich wird, die unter den neuen Bedingungen gebildet wurden. Es ist übrigens bekannt, dass die unter verschiedenen Bedingungen cultivirten Pflanzen, bezw. Organe, gewisse reactionelle Differenzen bieten können. So beobachtete z. B. Vöchting (Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 179, 189), dass die bei schwachem Licht ausgebildeten Blüthen von Impatiens parviflora, sowie die

Zu den äusseren Eingriffen zählen auch Verletzungen, die sowohl durch traumatische Reize, als auch durch Störung und Aufhebung der bisherigen correlativen Beziehungen wirksam werden können (II, § 38). So haben wir bereits gehört, dass bei dem Cotyledon von Gramineen und bei der Wurzel eine Verletzung der Spitze eine transitorische Herabsetzung oder Aufhebung der heliotropischen bezw. geotropischen Reizbarkeit veranlasst (II, p. 606). Wenn nun auch in den meisten Fällen die abgeschnittenen Stücke von Sprossen etc. tropistisch reagiren (II, p. 599), so dürfte doch die Verwundung oder die Separation häufig eine gewisse Modification der Reactionsschnelligkeit oder der Gleichgewichtslage veranlassen. In gewissen Fällen findet aber eine ansehnliche Beeinflussung statt, die im allgemeinen (analog wie bei anderen Wechselbeziehungen, II, p. 198) darauf hinausläuft, dass entweder durch die Entfernung (oder durch die Wachsthumshemmung) eines Organes eine auf Ersatz berechnete Verschiebung der tropistischen Gleichgewichtslage eintritt, oder dass mit der Aufhebung der correlativen Verkettung die tropistische Reactionsfähigkeit eines Organes theilweise oder ganz sistirt wird.

Eine auf Ersatz abzielende Veränderung der geotropischen Eigenschaft kommt bei Picea excelsa und verschiedenen Coniferen darin zum Ausdruck, dass sich nach dem Entgipfeln[1]) ein oder einige Seitensprosse steiler aufrichten und hierdurch einen mehr oder minder vollkommenen Ersatz für den Hauptspross liefern. Aehnlich reagirt auch Chara[2]). Bei verschiedenen anderen Pflanzen hat die Entfernung des Gipfeltriebes wenigstens eine gewisse Verkleinerung des geotropischen Grenzwinkels zur Folge[3]). Voraussichtlich wird aber in vielen Fällen, in welchen normalerweise, unter Verkümmerung der Endknospe, eine sympodiale Achse gebildet wird[4]), die nöthige directive Wirkung nicht oder doch nicht allein durch die Verschiebung der geotropischen etc. Reactionsfähigkeit, sondern durch die gesammte autotropische Selbstregulation erzielt. Dagegen scheint bei den sympodialen Rhizomen[5]) die Aufwärtskrümmung des bisher horizontal wachsenden Sprossgliedes in der Regel auf einer Verwandlung des bisherigen Diageotropismus in negativen Geotropismus zu beruhen, die sich Hand in Hand mit dem Uebergang des Rhizomsprosses in einen Laub- und Blüthenspross einstellt. Der Eintritt einer solchen geotropischen Stimmungsänderung wird aber nicht nur bei den sympodialen, sondern auch bei gewissen anderen Rhizomen durch das

kleistogamen Blüthen von Linaria spuria kein geotropisches Orientirungsvermögen besassen. Ferner haben offenbar die Culturbedingungen einen nicht unerheblichen Einfluss auf die reactionelle Befähigung von Bacterien und anderen Mikroorganismen (vgl. Rothert, Flora 1901, p. 416, sowie II, § 142). Möglicherweise lassen sich also auch Rassen mit einem bestimmten tropistischen Charakter züchten (vgl. Bd. II, p. 242).

1) Kunze, Flora 1851, p. 145; Sachs, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 280; Busse, Flora 1893, p. 144. Nach Strasburger (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 588) veranlasst die Entgipflung von Picea excelsa auch die geotropische Aufrichtung der dieser Pflanze aufgepfropften Seitenzweige von Picea pungens. — Derartige Richtungsänderungen können auch z. B. durch die Infection mit parasitischen Pilzen verursacht werden. Vgl. Ch. Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 161 und die an dieser Stelle citirte Literatur.

2) Richter, Flora 1894, p. 416.

3) Vöchting, Organbildung 1884, Bd. 2, p. 32.

4) Vgl. z. B. Goebel, Vergl. Entwickelungsgesch. d. Pflanzenorgane 1883, p. 192.

5) Vgl. Goebel, l. c. p. 193; Organographie 1898, p. 645.

Abschneiden oder auch schon durch das Einknicken der bereits über den Boden getretenen Laubsprosse veranlasst oder beschleunigt[1]. Indess tritt ein solcher Erfolg nicht in allen Fällen ein und konnte z. B. von Goebel[2] bei dem Rhizom von Adoxa moschatellina durch das Abtrennen der blühenden Sprosse nicht hervorgerufen werden.

Auch durch das Decapitiren der Hauptwurzel wird veranlasst, dass sich die Seitenwurzeln in Folge der geotropischen Stimmungsänderung steiler abwärts richten, ohne indess eine verticale Gleichgewichtslage zu erreichen[3]. Erwähnt sei noch, dass nach Vöchting[4] bei der Rübe der Spitzentheil der Hauptwurzel, wenn er an die Stelle einer Seitenwurzel eingepfropft ist, in plagiotroper Lage weiter wächst, während die Seitenwurzel, welche an Stelle des abgeschnittenen Spitzentheils der Hauptwurzel aufgepfropft wird, eine positiv parallelotrope Stellung einhält.

Ein schönes Beispiel für das Schwinden der tropistischen Reactionsfähigkeit bietet Tradescantia, bei welcher die ausgezeichnete geotropische Reaction des Stengelknotens nur etwas vermindert (Tr. virginica) oder fast gänzlich aufgehoben ist (Tr. fluminensis, zebrina), wenn das Internodium unterhalb des nächst jüngeren Knotens durchschnitten wird. Dieser Erfolg beruht aber nicht etwa darauf, dass (wie bei der Wurzel und den Grascotyledonen) die Perceptions- und Reactionszone räumlich getrennt sind[5], dass also der geotropische Reiz für den nächst älteren Knoten in dem nächst jüngeren Knoten percipirt wird. Denn nach Miehe tritt in der intacten Pflanze die geotropische Krümmung in dem Knoten 3 z. B. auch dann ein, wenn dieser Knoten in horizontale, der nächst jüngere Knoten 2 aber, durch Biegen des Internodiums, in verticale Lage gebracht ist. Ferner wird im Knoten 3 keine Krümmungsbewegung hervorgerufen, wenn er vertical steht, in dem horizontal gehaltenen Knoten 2 aber eine geotropische Reaction ausgelöst wird. Analog wie bei anderen Correlationen (vgl. II, p. 197) wird die geotropische Reizbarkeit von Knoten 3 auch schon dann beeinträchtigt, wenn der Knoten 2 vorhanden, aber, z. B. durch Einbringen in Kohlensäure oder durch Eingipsen, an der Ausübung des Wachsthums, überhaupt an der Ausübung der normalen Thätigkeiten und Wechselwirkungen behindert ist. Jedoch ist es verständlich, dass die geotropische Stimmung in Knoten 3 nicht durch die Beseitigung des Blattes oder die partielle Resection von Knoten 2, sondern nur dann aufgehoben wird, wenn das embryonale Gewebe und somit auch die Knospe des Knotens 2 beseitigt sind. Uebrigens hat eine solche Beseitigung und Aufhebung der normalen Correlation auch zur Folge, dass der Rest des Internodiums mit der Zeit abstirbt und abgestossen wird (II, p. 203, 278). Da die geotropische Reizbarkeit von

---

1) Vgl. z. B. Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 818; Organographie 1898, p. 184, 645 Sparganium, Sagittaria, Circaea, Scirpus maritimus etc.); Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 484 (Cordyline, Yucca); F. Elfving, ebenda 1880, Bd. 2, p. 489; C. Kraus, Flora 1880, p. 54; Vöchting, Bot. Zeit. 1895, p. 95 (Kartoffel).

2) Goebel, Bot. Ztg. 1880, p. 791.

3) Sachs, Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 622; Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 159; Vöchting, Organbildung 1884, Bd. 2, p. 35; A. Boirivant, Annal. d. scienc. naturell. 1898, VII. sér., Bd. 6, p. 315. — [Ueber Lagenänderungen an Fiederblättchen bei Entfernung des Endblättchens etc. vgl. B. Němec, Ueber die Folgen d. Symmetriestörung bei zusammengesetzten Blättern 1902 (Sep. a. Bullet. internation. d. l'Academie d. Bohème).]

4) Vöchting, Transplantationen am Pflanzenkörper 1892, p. 34.

5) Dass diese von F. Kohl (Bot. Ztg. 1900, p. 1) vertretene Ansicht irrig ist, wurde von Miehe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 527) dargethan, auf dessen Untersuchungen sich das im Text Gesagte stützt.

Knoten 3 auch schwindet, wenn durch entsprechende Einschnitte in das acroscope Internodium die Continuität der Gefässbündel unterbrochen ist, so muss die Wechselwirkung durch diese Bahnen aufrecht erhalten werden (vgl. II, p. 695). Es ist also wahrscheinlich, dass, wie vermuthlich in sehr vielen Fällen (II, p. [illegible]), die Correlationsharmonie durch Reizwirkungen erzielt wird, die durch den Stoffaustausch und die Stoffvertheilung vermittelt werden.

Vermuthlich beruht es ebenfalls auf einem Stimmungswechsel, dass, wie Vöchting[1]) fand, bei Papaver und Tussilago farfara durch das Abschneiden der Blüthen das Schwinden der temporären, positiv geotropischen Reactionsfähigkeit des Blüthen- bezw. Blüthenstandstieles aufgehoben wird, während die negativ geotropische Reactionsfähigkeit, sowie die autotropische Thätigkeit erhalten bleibt. Wenn ferner nach Vöchting bei Papaver derselbe Erfolg schon durch die alleinige Entfernung des Fruchtknotens erzielt wird, so folgt daraus, dass das Zustandekommen des fraglichen correlativen Einflusses von der Existenz und der Fortbildung des Fruchtknotens abhängt. Damit steht im Einklang, dass nach Wiesner[2]) bei Digitalis u. s. w. die Aufrichtung der horizontal gelegten Inflorescenzachse unterbleibt, wenn die Blüthen befruchtet waren. Während also bei Papaver der decapitirte Blüthenstiel noch wachsthumsthätig bleibt, wird nach Scholtz (l. c. p. 387) bei Clematis cylindrica, Dahlia variabilis etc. durch das Abschneiden der Blüthen das Wachsthum und dadurch die geotropische Reactionsfähigkeit des Blüthenstiels bezw. des Inflorescenzstiels sistirt.

§ 122. Fortsetzung.

Die tropistische Gleichgewichtslage erfährt auch häufig eine gewisse und zuweilen eine ansehnliche Verschiebung mit dem Wechsel der Beleuchtung, Temperatur u. s. w., überhaupt mit dem Ausmaass der formalen Bedingungen oder durch den diffusen Einfluss anderweitiger Agentien. Eine Anzahl von auffälligen Reactionen haben wir bereits bei der Besprechung der photonastischen, thermonastischen etc. Reactionen kennen gelernt und bei dieser Gelegenheit ist schon hervorgehoben, dass der Erfolg entweder auf einem geotropischen Stimmungswechsel oder darauf beruht, dass durch den einseitigen Einfluss der Schwerkraft eine dorsiventrale Induction geschaffen wird, welche zur Folge hat, dass mit dem Wechsel der Beleuchtung, Temperatur u. s. w. eine photonastische, thermonastische etc. Bewegung eintritt[3]). Dass letzteres zutrifft, ist erwiesen, sobald sich die aitionastische Reaction zunächst am Klinostaten einstellt, während dann, wenn dieses nicht der Fall ist, immer noch unentschieden bleibt, ob ein-

---

1) Vöchting, Bewegung d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 107, 126; M. Scholtz, Cohn's Beiträge z. Biologie 1892, Bd. 5, p. 371. — Vermuthlich wird es auch durch einen geotropischen Stimmungswechsel veranlasst, dass bei Philadelphus, Deutzia etc. die Drehung des Internodiums unterbleibt, wenn das an der Spitze des Internodiums befindliche Blattpaar entfernt wird (de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 2, p. 273; Schwendener u. Krabbe 1892, Gesammelte botan. Mittheilungen Bd. II, p. 309), und dass nach Noll (Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1887, Bd. 3, p. 368) bei dem Decapitiren der Blüthenstandsachse der Orchideen die Torsion in dem der Schnittfläche benachbarten Fruchtknoten nicht ausgebildet wird. Vgl. Bd. II, § 131.132.

2) Wiesner, Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 803.

3) Für dieses und das Folgende sind II, p. 511 und § 108 nachzulesen.

sogleich schwindende, labile Induction oder eine Modification des geotropischen etc. Stimmungswechsels vorliegt[1]. Da nun nachweislich sowohl die dorsiventrale Induction als auch der aitiogene Stimmungswechsel in der mannigfachsten Weise und bei verschiedenen Reactionen zur Erreichung derselben oder verschiedener Zwecke nutzbar gemacht werden, so ist anzunehmen, dass auch in unseren speciellen Fällen beide Modalitäten separirt oder combinirt zur Anwendung kommen. Wie dem aber auch sei, jedenfalls ist man berechtigt, die fraglichen Reactionsänderungen als Belege dafür anzusprechen, dass die diffuse Einwirkung von Licht, Temperatur u. s. w. einen Stimmungswechsel veranlasst, der zur Folge hat, dass ein Organ bei derselben (constanten) tropistischen Reizwirkung der Schwerkraft eine verschiedene Gleichgewichtslage annimmt.

Das Gesagte gilt natürlich für alle möglichen Combinationen, also auch für den Fall, dass durch den diffusen Einfluss eines Agens der tropistische Einfluss desselben Agens modificirt wird (vgl. II, § 107—109). Das geschieht aber thatsächlich, wenn mit der Zunahme der diffusen Beleuchtung, der Concentration eines Stoffes etc. die tropistische Sensibilität gegenüber demselben Agens und Reizangriff geschwächt oder auch so verschoben wird, dass sich die Richtung der Orientirungsbewegung verändert (II, § 124). Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass auch schon ein einzelnes Agens, sowohl durch die diffuse, als auch durch die tropistische Wirkung (sowie durch das Zusammengreifen beider), gleichzeitig verschiedenartige Einflüsse ausüben und somit eine Reaction veranlassen kann, die sich als Resultante aus verschiedenen Factoren ergiebt (vgl. II, § 108).

Beispiele für die Veränderung der geotropischen Sensibilität durch die Beleuchtung sind die unterirdischen Ausläufer von Adoxa moschatellina, Trientalis europaea, Circaea lutetiana etc., welche im Dunkeln sich diageotrop verhalten, bei Beleuchtung aber sich abwärts krümmen, auch wenn sie sich im Boden befinden (vgl. II, p. 564 und die dort citirte Literatur). Diese Action wird bei Adoxa dadurch beschleunigt, dass durch die Beleuchtung zugleich die Wachsthumsthätigkeit der bis dahin verdunkelten Ausläufer wiedererweckt oder gefördert wird[2]. Ferner verursacht der geotropische Stimmungswechsel, dass sich die Ausläufer (oder andersartige Sprosse) verschiedener Pflanzen im Dunkeln annähernd vertical, mit Zunahme der diffusen Beleuchtung aber plagiotrop bis horizontal stellen[3]. Weiter veranlasst die Beleuchtung eine gewisse geotropische Abwärtskrümmung der Seitenwurzeln, durch welche der Grenzwinkel (II, p. 565) z. Th. um 20—30 Grad verkleinert wird[4]. Da dieser Erfolg nach Czapek bei

---

1) Bis dahin ist noch nicht versucht, eine nähere Zergliederung vorzunehmen, was in bestimmten Fällen wohl gelingen dürfte. Es ist aber einleuchtend, dass z. B. die Zunahme der Reaction mit der Intensität der einseitigen Reizwirkung nicht schlechthin zu bestimmten Schlüssen berechtigt. Denn ein solcher Erfolg könnte z. B. auch schon dadurch zu Stande kommen, dass die dorsiventrale Induction (die physiologische Dorsiventralität) und damit (bei Constanz der diffusen Aussenbedingungen) die aitionastische Krümmungsbewegung gesteigert wird.

2) Stahl, Ber. d. Botan. Gesellsch. 1884, p. 391.

3) Lit. bei Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1234; Oltmanns, Flora 1897, p. 24; Goebel, Organographie 1898, p. 612; A. Maige, Annal. d. scient. naturell. 1900, VIII. sér., Bd. 11, p. 248. Näheres vgl. II, § 131.

4) Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1245; Stahl, Ber. d. Bot. Gesellsch. 1884, p. 393.

Umhüllung der Wurzelspitze mit Stanniol ausbleibt, so folgt, dass der photische Stimmungsreiz durch die Wurzelspitze percipirt wird.

Ebenso wie durch Licht wird der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln auch durch die Erhöhung der Temperatur etwas verkleinert[1]). Ferner ist bereits (II, § 99) auf Sprosse, Blätter etc. hingewiesen, bei denen die Veränderung der Temperatur eine gewisse Verschiebung der geotropischen Gleichgewichtslage hervorruft.

Wir haben uns hier an radiäre Objecte gehalten, weil sich bei dorsiventralen Objecten die Verhältnisse dadurch compliciren, dass schon die inhärente Dorsiventralität die Ursache einer aitionastischen Krümmungsbewegung sein kann. Auch können wir nicht näher auf die Veränderung des heliotropischen Stimmungswechsels durch die (diffusen) Aussenbedingungen eingehen, da in dieser Hinsicht keine kritischen Studien vorliegen. Die allgemeinen Erfahrungen lassen aber keinen Zweifel, dass durch die Aussenbedingungen nicht nur die phototropischen, sondern auch die andersartigen tropistischen Gleichgewichtslagen beeinflusst werden, und dass eine solche Beeinflussung (auch des Geotropismus) nicht nur durch Temperatur und Beleuchtung, sondern auch durch Feuchtigkeit, chemische Einflüsse nöthiger und unnöthiger Stoffe, sowie durch andere Agentien vorkommt[2]).

Durch verschiedenartige, öfters wohl durch combinirte Einflüsse wird es offenbar bewirkt, dass je nach den Culturbedingungen z. B. die geotropische Gleichgewichtslage der Nebenwurzeln, unter Umständen auch die der Hauptwurzel, eine Verschiebung erfährt. So scheint schon ungenügende Wasserzufuhr veranlassen zu können, dass sich gewisse Keimwurzeln nicht bis zur Verticalstellung krümmen, sondern eine plagiogeotrope Gleichgewichtslage annehmen[3]). Eine solche soll nach Neljubow[4]) bei dem Keimstengel von Pisum sativum eintreten, wenn die umgebende Luft ein gewisses Quantum Leuchtgas enthält, das durch den Acetylen- und Aethylengehalt wirksam ist.

Auch das Zusammengreifen von zwei oder einigen tropistischen Reizungen ist nach den früher (II, p. 362) entwickelten Principien zu beurtheilen. Aus diesen ist unter anderm zu entnehmen, dass die resultirende Reaction selbst dann nicht der einfachen Summirung der (isolirten) Einzelerfolge entsprechen wird, wenn wir voraussetzen, dass die Actionsfähigkeit des Organismus unverändert bleibt, und dass die sensorischen Processe, welche durch die einzelnen tropistischen Reize erweckt werden, selbständig (getrennt) bis zur Auslösung der motorischen Vorgänge verlaufen. Denn einmal besteht kein proportionales Verhältniss zwischen Reizgrösse und Reactionsgrösse (II, § 124), und zudem hängt die endliche Gleichgewichtslage auch von der Krümmung und den hierdurch erweckten Gegenreactionen ab (II, p. 365).

Ausserdem ist bei der allgemeinen wechselseitigen Verkettung im Organismus mit Sicherheit zu erwarten, dass die Inanspruchnahme durch eine tropisti-

---

1) Czapek, l. c. p. 1251; Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 624.

2) [Einige weitere Beispiele bei Massart, Sur l'irritabilité d. plantes superieures 1902, p. 13; Klebs, Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen 1903, p. 93.]

3) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 445; Elfving, Beitr. z. Kenntniss der Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen 1880, p. 32; Czapek, l. c. p. 1252; Němec, Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, Bd. 36, p. 91.

4) D. Neljubow, Beihefte z. Botan. Centralbl. 1901, Bd. 10, p. 128. [M. Singer, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1903, p. 175.]

sche Reizung die Stimmung (den Tonus) nicht nur in Bezug auf diffuse, sondern auch in Bezug auf tropistische Reize beeinflusst. Hiergegen spricht natürlich nicht, dass z. B. die geotropisch gereizte Pflanze noch heliotropisch reizbar ist und umgekehrt. Denn wenn sich in bestimmten Fällen kein Stimmungswechsel nachweisen lässt, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass in einem anderen Falle durch eine tropistische Inanspruchnahme die Sensibilität (oder die Auslösung der motorischen Thätigkeit) gegenüber einem andersartigen Richtungsreiz sogar ganz unterdrückt wird, oder dass die Bedingungen für eine bestimmte Reizbarkeit erst durch eine tropistische Reizung geschaffen werden. Dieses Verhältniss, das wir in Bezug auf aitionastische Reactionen bereits kennen lernten, besteht in der That bei Cuscuta, bei welcher die thigmotropische Reizbarkeit des Stengels am Klinostaten erlischt, weil zur Herstellung der thigmotropischen Reizstimmung die einseitige Einwirkung der Schwerkraft nothwendig ist (II, p. 393, 418).

Eine völlige oder eine sehr weitgehende Sistirung einer tropistischen Reizbarkeit durch eine andersgeartete tropistische Inanspruchnahme ist bis dahin nicht sichergestellt. Indess sind die Abstumpfung der Sensibilität und die Veränderung der Gleichgewichtslage bei Zunahme eines einseitigen Reizangriffes immerhin Beispiele für eine Modification der Reizstimmung, die unter anderm auch durch die combinirte tropistische Wirkung zweier verschiedener Reizstoffe herbeigeführt werden kann (II, § 124). Ferner zeigen die Ranken, dass durch die gleichzeitige Berührung der antagonistischen Flanken die Auslösung der Reizkrümmung auch bei dorsiventralen Ranken ausgeschaltet wird, bei denen durch die alleinige Berührung der bei der Reaction convex werdenden Flanke keine motorische Thätigkeit veranlasst wird (II, § 88). In diesem Falle sind wir also berechtigt, von einem Stimmungswechsel zu reden, den die thigmotropische Inanspruchnahme der antagonistischen Flanke hervorruft.

Nach den allgemeinen Erörterungen in Band II, § 77 dürfte die Ursache der fraglichen Umstimmungen in der Modification der sensorischen Processe oder, was dasselbe sagt, in der Veränderung der maassgebenden Constellationen (der reizbaren Structur) zu suchen sein. So wie wir aber den sensorischen Vorgang nicht näher zergliedern können, vermögen wir zumeist auch nicht sicher zu entscheiden, ob die Umstimmung (oder die Ausschaltung) auf einer Veränderung in dem primären Perceptionsacte, oder in irgend einem Gliede der sensorischen Kette, oder in den Bindegliedern zwischen dieser und den auszulösenden motorischen Processen beruht (vgl. II, p. 360). Auch das erwähnte Verhalten von Cuscuta macht es nur wahrscheinlich, dass ohne die geotropische Induction schon die (primäre) Perceptionsfähigkeit des thigmotropischen Reizes unterdrückt ist. Vermuthlich werden aber verschiedene Modalitäten und Combinationen vorkommen. Jedenfalls wird durch die Argumentationen Noll's[1]) bezw. Czapek's[2]) nicht sicher erwiesen, dass die Umstimmung in einer Veränderung der perceptorischen Einrichtungen (Constellationen), bezw. in einer Alteration der Bindeglieder zwischen den sensorischen und motorischen Processen zu suchen ist.

---

1) Noll, Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. 34, p. 495; Ueber heterogene Induction 1892, p. 56.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 246; Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 337.

Auch lässt die Erfahrung, dass durch die geotropische Reizung die heliotropische Sensibilität nicht aufgehoben wird und umgekehrt, unentschieden, ob die angeregten sensorischen Processe selbständig (getrennt) verlaufen oder vor der Anregung der motorischen Action zu einem einheitlichen Impulse verschmelzen (II, p. 361). Aus teleologischen Rücksichten wird man aber mit einiger Wahrscheinlichkeit wenigstens ein derartiges Zusammengreifen erwarten dürfen, dass eine einheitliche, also nicht zwei getrennte motorische Auslösungen stattfinden, da die Activirung zweier antagonistischer (sich compensirender) Bewegungsbestrebungen eine unnöthige Thätigkeit sein würde. Vermuthlich wird also in Bezug auf locomotorische Bewegungen und Krümmungsbewegungen eine gewisse Analogie mit dem Verhalten eines Menschen bestehen, der durch zwei gleichstarke, entgegengesetzt gerichtete Orientirungsreize zu keinen Bewegungsbemühungen veranlasst wird, und der zur Zurücklegung einer bestimmten Strecke denselben Energieaufwand benöthigt, gleichviel ob die Bewegung durch einen einzelnen Richtungsreiz veranlasst ist oder der Resultante aus verschieden gerichteten Reizen entspricht.

Eine bestimmte Entscheidung gestatten die bis dahin vorliegenden Erfahrungen nicht, auch nicht die Versuche N. J. C. Müller's[1]) (vgl. II, § 130), nach denen mit der Ausführung der geotropischen Reaction eine Abnahme der Athmungsthätigkeit verknüpft sein soll. Uebrigens ist zu beachten, dass die geotropische und die heliotropische Krümmung wachsthumsthätiger Organe ohne Beschleunigung der mittleren Wachsthumsschnelligkeit stattzufinden pflegt[2]). Wird aber, wie im Grasknoten, die Wachsthumsthäigkeit erst durch die tropistische Reizwirkung der Schwerkraft erweckt, so ist durch diese Induction zugleich die Möglichkeit für eine heliotropische Reaction geschaffen.

Dass beim Zusammenwirken von geotropischer und heliotropischer Reizung eine resultirende Lage angenommen wird, wurde bereits von Dutrochet[3]) und Mohl[4]) erkannt und weiterhin von H. Müller-Thurgau[5]) und Wiesner[6]) näher untersucht. Mit der allgemeinen Betonung, dass bei dem Zusammenwirken der tropistischen und anderer Reize der Erfolg durch den Stimmungswechsel erheblich modificirt werden kann[7]), war der Standpunkt gewonnen, auf dem wir

1) N. J. C. Müller, Fünfstück's Beitr. z. wissensch. Bot. 1898, Bd. 2, p. 267. Die Versuche sind nicht einwandsfrei. [M. Arct, Fünfstücks Beitr. z. wissensch. Bot. 1903, Bd. 5, p. 145.]

2) Vgl. Bd. II, § 129, wo auch die Wachsthumsbeschleunigung bei Reizung der Ranken berücksichtigt ist.

3) H. Dutrochet, Recherch. anatom. et physiolog. 1824, p. 92.

4) H. Mohl, Vegetabilische Zelle 1851, p. 140.

5) H. Müller-Thurgau, Flora 1876, p. 94.

6) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich 1878. I p. 55, 63.

7) Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl. 1881, Bd. 2, p. 338. Vgl. auch dieses Buch, Bd. I, p. 18 u. II. p. 498, § 107. — Man würde natürlich, je nachdem die Stimmung (der jeweilige Tonus) durch gewöhnliche oder ungewöhnliche Bedingungen und Eingriffe, durch tropistische oder diffuse Reize, durch directe oder indirecte (correlative) Beeinflussung u. s. w. geschaffen und modificirt wird, ferner je nachdem es sich um eine formative oder eine Krümmungsreaction, um den zeitlichen Verlauf der Reaction oder um eine Neuformation oder um die Verschiebung der tropistischen oder einer anderen Gleichgewichtslage handelt u. s. w., verschiedene Rubriken bilden und verschiedene Namen schaffen

auch heute noch stehen, nachdem inzwischen zahlreiche weitere Beispiele für die Bedeutung des Stimmungswechsels bekannt geworden sind.

Eine genaue Präcision der obwaltenden Verhältnisse ist aber oft mit Schwierigkeiten verknüpft. So ist es zu verstehen, dass Czapek[1]) und Noll[2]) in ihren Versuchen mit Keimlingen zu entgegengesetzten Resultaten kamen. Denn während nach ersterem durch die geotropische Reizung die heliotropische Sensibilität und ebenso durch die heliotropische Induction die geotropische Reizbarkeit nicht alterirt werden, sollen nach Noll durch die heliotropische Inanspruchnahme die geotropische Reizbarkeit und Induction aufgehoben werden. Aus der Erfahrung, dass bei vielen Organen schon eine mässige einseitige Beleuchtung eine völlige oder nahezu vollkommene heliotropische Gleichgewichtslage herbeiführt, dass also das geotropische Richtungsstreben überwunden wird, lässt sich kein bestimmter Schluss ziehen, da der besagte Erfolg auch dann zu Stande kommt, wenn die heliotropische Reaction mit weit grösserer Energie angestrebt wird, als die geotropische. Es ist indess wahrscheinlich, dass z. B. eine Abstumpfung der geotropischen Sensibilität durch die heliotropische Reizung gerade bei solchen Organen in Anwendung kommt, die von der leichten und sicheren Ueberführung in die günstige Lichtlage einen wesentlichen Gewinn haben[3]). Jedenfalls muss aber die andersartige tropistische Reizwirkung (mit oder ohne Stimmungswechsel) die geotropische Richtwirkung überwiegen, wenn diese keinen wesentlichen Einfluss auf die Gleichgewichtslage ausüben soll, wie das z. B. auch bei der hydrotropischen, rheotropischen etc. Reizung der Wurzeln und anderer Organe vorzukommen scheint[4]).

---

können, ohne dass damit unsere Einsicht in das Wesen der Sache gefördert würde (vgl. Bd. II, p. 84). Das ist auch nicht mit der Schaffung des Namens »heterogene Induction« durch Noll (Heterogene Induction 1892, vgl. übrigens Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 496) geschehen, der zudem die anderweit schon richtig aufgefasste Allgemeinbedeutung der Stimmung und des Stimmungswechsels durch innere und äussere Factoren verkannte (vgl. Pfeffer, Die Reizbarkeit der Pflanzen 1893, p. 22, u. dieses Buch Bd. I, p. 18). Fasst man die Gesammtheit der Erfahrungen zusammen, so ist es auch klar, dass zwischen den oben angedeuteten Rubriken keine scharfen Grenzen möglich sind. Man würde u. a. die geothermonastischen und die geophotonastischen Reactionen mit Bezug auf den Stimmungswechsel durch den tropistischen Reiz, aber nicht mit Bezug auf den Stimmungswechsel durch die diffuse Licht- oder Temperaturänderung (vgl. II. p. 511, 614), (also auch den Einfluss von formalen Factoren) als eine heterogene Induction zu bezeichnen haben. Die Discussionen von Herbst (Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 733) und Driesch (Die organischen Regulationen 1901, p. 19 Anmerk.) drehen sich im Grunde nur um die Frage, ob es zweckmässig erscheint, für die Stimmungswechsel, die nicht durch formale Bedingungen geschaffen sind, oder die durch die Art des Reactionserfolges auffällig werden, einen besonderen Terminus zu benutzen.

1) Czapek, Sitzungsber. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 372; vgl. auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 271.

2) Noll, Heterogene Induction 1892, p. 56; Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 494.

3) Vgl. die schon besprochenen und die noch in II, § 131, 132 zu besprechenden Beispiele von Stimmungswechsel.

4) Ein Beispiel dafür, dass der Heliotropismus leicht durch den Hydrotropismus überwunden wird, bietet nach Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 56) Sporodinia grandis.

§ 123. Schwellenwerth, Inductionszeit und Reactionszeit.

Im Anschluss an Kap. XI dieses Bandes haben wir in Kürze darauf hinzuweisen, was für die tropistischen Reize in Bezug auf die in der Ueberschrift angedeuteten Verhältnisse bekannt ist. Aus der ungleichen Sensibilität verschiedener Organe gegenüber denselben und verschiedenen tropistischen Reizen ergiebt sich ohne weiteres, dass eine eben merkliche Reaction, d. h. die Reizschwelle, zum Theil schon bei sehr geringer, zum Theil erst bei hoher Reizintensität erreicht wird. Ferner sind die Schwärmzellen Beispiele dafür, dass die tropistische Reaction fast augenblicklich eintritt (II, § 142), während bei den tropistischen Krümmungsbewegungen die Latenzzeit selten weniger als einige Minuten, oft aber eine halbe oder einige Stunden beträgt.

Hat die Krümmungsbewegung begonnen, so schreitet sie auch nach der Sistirung des tropistischen Reizanstosses noch kürzere oder längere Zeit fort[1]. Aber auch dann tritt eine mehr oder minder ansehnliche Nachwirkungsbewegung ein, wenn der tropistische Reiz nur so lange wirksam ist, bis eine genügende Reizung inducirt ist, die Krümmungsreaction aber noch nicht angefangen hat. Hieraus folgt also, dass nach der Realisirung der Perception eine gewisse Zeit verstreicht, bevor die Krümmungsbewegung ausgelöst wird. Damit ist aber offen gelassen, in wie weit dieses Verhalten durch die Entwickelung und den Verlauf der sensorischen oder der motorischen Processe (bezw. durch die Verkettung beider) bedingt ist, die beide nach der Natur der Pflanzen, nach Entwickelungsstadium und Aussenbedingungen veränderlich sind. Uebrigens bringt es die ziemlich langsame Fortpflanzung des tropistischen Reizes (II, § 120) mit sich, dass bei räumlicher Trennung der Perceptions- und Actionszone die Auslösung der motorischen Processe erst nach einer gewissen Zeit beginnt, und ferner ist es klar, dass das Nachlassen der Actionsfähigkeit (bei Gleichheit der sensorischen Processe) eine Verzögerung und Verminderung der Krümmungsreaction zur Folge hat.

Ohne eine genügende Perception und Reizung kommt natürlich, trotz bester Actionsfähigkeit, keine Bewegungsreaction zu Stande, die demgemäss unterbleibt, wenn ein Organ zu kurze Zeit einer einseitigen Beleuchtung oder einem andern tropistischen Reize ausgesetzt wird. Da aber die Reaction durch Summation solcher Reize, d. h. dann ausgelöst wird, wenn die kurze Beleuchtung (oder eine andersartige tropistische Einwirkung) in bestimmten Intervallen wiederholt wird, so ergiebt sich, dass auch der kurze Reizanstoss eine gewisse sensorische Erregung (Induction) bewirkt, die bei dem Eintreffen einer bald darauf folgenden Reizung noch nicht ausgeklungen ist (vgl. II, p. 442).

So fand z. B. Wiesner[2]), dass sich die Keimstengel von Lepidium sativum, als sie jedesmal 1 Secunde durch eine Gasflamme einseitig beleuchtet und dann während 2 Secunden verdunkelt wurden, nach 25 Min. ebenso stark heliotro-

---

1) Ueber Verlauf der Krümmungsbewegung vgl. II, § 128.

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 25, 87.

pisch gekrümmt hatten, wie die Controlpflanzen, die während 25 Min. dauernd einseitig beleuchtet gewesen waren[1]). Diese Uebereinstimmung erklärt sich daraus, dass die tropistische Reizung und Reaction überhaupt nur bis zu einem gewissen Grade beschleunigt und gesteigert werden können. Ausserdem ist klar, dass mit genügender Verlängerung der reizfreien Intervalle die tropistische Reizreaction abnimmt und endlich ganz ausbleibt. Uebrigens scheint bei guter einseitiger Beleuchtung eine heliotropische Krümmung z. B. noch einzutreten, wenn intermittirend eine Secunde beleuchtet und 15—30 Sec. verdunkelt wird. Da andererseits eine heliotropische Reaction auch dann erfolgt, wenn einseitige Beleuchtung und Verdunkelung in sehr kurzen Intervallen abwechseln[2]), so ergiebt sich, dass (bei genügender Intensität) auch der kürzeste Lichtblitz percipirt wird und eine gewisse sensorische Erregung veranlasst.

Das zuletzt Gesagte gilt vermuthlich auch für andere tropistische Reize. Jedenfalls konnte in allen untersuchten Fällen durch die Summation von Reizanstössen eine Reaction ausgelöst werden. Es ist dieses für die Contactreizung der Ranken bekannt (II, p. 442), und Noll[3]) fand unter anderm, dass eine einmalige, 5 Minuten dauernde, geotropische Reizung des Keimstengels von Sinapis alba keine Reaction hervorrief, die aber in 3 Stunden eintrat, als der Keimling abwechselnd 5 Min. horizontal und 25 Min. vertical gestellt worden war.

Nach dem Vorstehenden ist nicht zu bezweifeln, dass eine gewisse sensorische Erregung auch durch einen continuirlichen tropistischen Reiz ausgelöst wird, der unter dem Schwellenwerth liegt und desshalb keine Bewegungsreaction verursacht. Ohne Frage nimmt diese Erregung mit der Reizintensität mehr und mehr ab, jedoch haben wir kein Mittel, um zu verfolgen, ob sie bei einer gewissen Reizintensität gänzlich oder annähernd aufhört. Thatsächlich dürfen wir letzteres erwarten, da die auf die Wiederherstellung und Erhaltung des Normalzustandes hinarbeitende, selbstregulatorische Thätigkeit des Organismus zur Folge haben muss, dass ein zu schwacher Reiz eine merkliche Veränderung nicht mehr erzielt (vgl. z. B. Bd. II, p. 229).

Schwellenwerthe. — Untersuchungen über die tropistische Reizschwelle bei continuirlicher einseitiger **Beleuchtung** wurden von Darwin[4]), besonders aber von Wiesner[5]) und Figdor[6]) angestellt, welche die gewünschten Lichtintensi-

---

1) Bei Anwendung einer superoptimalen Lichtintensität muss auch erreichbar sein, dass die intermittirend beleuchteten Objecte schneller reagiren, als die dauernd beleuchteten Pflanzen.

2) Die Intervalle kann man beliebig variiren, wenn man zwischen Lichtquelle und Versuchsobject in geeigneter Weise eine mit einem oder mit einigen Ausschnitten versehene, undurchsichtige Scheibe aufstellt und diese in langsame oder schnelle Drehung versetzt.

3) Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 463. Vgl. ferner Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 206; Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1895, Bd. 104, Abth. 1, p. 1217; Fr. Darwin u. D. Pertz, Annals of Botany 1892, Bd. 6. p. 245; 1903, Bd. 17, p. 93; Jost, Biol. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 175.

4) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, p. 391.

5) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 40.

6) W. Figdor, Sitzungsb. der Wien. Acad. 1893, Bd. 102, 1, p. 45. (Ueber Lichteinheiten etc. vgl. dieses Buch Bd. II, p. 574 Anmerk.) — Es ist nicht ausgeschlossen, dass gewisse Pflanzen schon durch Mondlicht heliotropisch gereizt werden. Ch. Musset, Compt. rend. 1890, Bd. 110, p. 201. Vgl. dazu Ch. Bay, Bot. Ztg. 1891,

täten erhielten, indem sie die Pflanzen in einem dunkeln Zimmer in verschiedener Entfernung von einer Gasflamme aufstellten. Unter diesen Umständen und bei günstigen Aussenbedingungen fand Figdor, dass sehr empfindliche Keimstengel (Lepidium sativum, Lunaria biennis u. s. w.) noch bei einer Lichtintensität von 0,0003 Normalkerzen heliotropisch reagirten. Für die Keimstengel von Helianthus annuus und Mirabilis jalapa wurde die Reizschwelle bei 0,016, für die etiolirten Triebe von Salix bei 10,16 Normalkerzen gefunden. Bei den weniger sensibeln Pflanzen (vgl. II, § 110, 112) ist eine weit stärkere einseitige Beleuchtung nothwendig, um eine eben merkliche Krümmungsreaction hervorzurufen.

Die empfindlichsten Pflanzen reagiren also noch auf Beleuchtungsdifferenzen, die das menschliche Auge eben noch zu unterscheiden vermag. Da aber die heliotropische Wirkung hauptsächlich den blauen, violetten und auch den ultravioletten Strahlen zukommt (II, § 113), die wir nicht direct wahrnehmen, so ist klar, dass in Bezug auf die heliotropisch wirksamsten Strahlen die pflanzliche Sensibilität dem menschlichen Wahrnehmungsvermögen überlegen ist. Uebrigens wird bei den empfindlichsten Pflanzen eine heliotropische Reaction noch bei einer Beleuchtung erzielt, welche im Laufe von 16—24 Stunden keine merkliche Schwärzung eines empfindlichen Chlorsilberpapiers hervorruft[1]).

Durch die Verwendung der Centrifugalkraft (II, p. 572) lässt sich nachweisen, dass auch der Schwellenwerth für die **geotropische Reizung** specifisch verschieden ist. Auf diese Weise fand z. B. Czapek[2]), dass bei empfindlichen Keimwurzeln und Keimstengeln durch eine Centrifugalwirkung = 0,001 g eine eben merkliche Krümmungsreaction ausgelöst wird.

Die hohe **thigmotropische** Empfindlichkeit gewisser Ranken wurde früher (II, p. 423) besprochen. Auch hörten wir (II, p. 588), dass eine verhältnissmässig langsame Wasserströmung eine **rheotropische** Krümmung auszulösen vermag. Dass eine ungemein geringe Menge gewisser Stoffe als tropistischer Reiz wirken kann, wird bei Behandlung der chemotactischen Reize (II, § 149) gezeigt werden.

Reactionszeit und Präsentationszeit. — In Bezug auf die tropistischen Krümmungsbewegungen kommt, so weit wir wissen, die kürzeste Reactionszeit den Ranken zu, bei welchen eine thigmotropische Reaction schon nach 5—20 Sec. bemerklich werden kann (II, p. 423, 428). Ausserdem dürfte bei den Blattgelenken von Lourea vespertilionis[3]) und einigen andern Pflanzen der Beginn einer heliotropischen Reaction in weniger als einer Minute erzielbar sein, und unter günstigen Verhältnissen scheinen die Fruchtträger von Phycomyces in etwa 1—3 Min. heliotropisch zu reagiren[4]). Gewöhnlich beträgt aber die heliotropische Reactionszeit, selbst bei sehr empfindlichen Objecten (Keimlinge von Phalaris, Avena, Sinapis etc.), mindestens 7—15 Min., zuweilen aber, wie bei dem stark heliotropisch reagirenden Keimstengel von Vicia sativa, sogar mehr als 1 Stunde[5]).

---

p. 178. — Dass die Sensibilität nach Culturbedingungen veränderlich ist, wurde schon von Wiesner bemerkt. Vgl. auch Figdor, l. c. p. 58, und Oltmanns, Flora 1892, p. 231. — Ueber die Eliminirung der geotropischen Reizung siehe Wiesner, l. c. p. 54 u. dieses Buch II, § 111.

1) Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1893, Bd. 102, I, p. 347; Botan. Centralbl. 1897, Bd. 69, p. 305.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 307; 1898, Bd. 32, p. 190.

3) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 63.

4) Vgl. Oltmanns, Flora 1897, p. 11.

5) Lit. Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 394; Wiesner,

Die heliotropische Reactionszeit scheint aber im allgemeinen kürzer zu sein, als die geotropische Reactionszeit, die z. B. bei empfindlichen Wurzeln nicht unter 20—30 Min. herabzugehen pflegt[1]).

Kürzer als die Reactionszeit (der Reactionsbeginn bei continuirlicher Reizung) stellt sich natürlich die Inductionszeit oder Präsentationszeit[2]), d. h. die Zeit, welche nöthig ist, um eine Erregung zu induciren, die nach der Sistirung des Reizes eine eben merkliche Nachwirkungsbewegung zur Folge hat. So wurde von Czapek (l. c. p. 184) für verschiedene Keimwurzeln bei 25 C. die geotropische Präsentationszeit zu 20 Min., die Reactionszeit zu 30 Min. bestimmt[3]). Eine geotropische Präsentationszeit von weniger als 15 Min. wurde von Czapek (l. c.) nicht beobachtet. Als heliotropische Präsentationszeit wurde bei empfindlichen Keimlingen 7—20 Min., bei dem Epicotyl von Phaseolus 50 Min. gefunden. Uebrigens dürfte das Verhältniss zwischen Präsentations- und Reactionszeit, sogar bei derselben Pflanze, nach den obwaltenden Bedingungen veränderlich sein.

Aus der Gesammtheit der in diesem Paragraph mitgetheilten Erfahrungen ergiebt sich, dass die sensorische Erregung zwar sofort mit dem Reizanstoss beginnt, aber bei Fortdauer des letzteren erst in kürzerer oder längerer Zeit zur vollen Höhe anschwillt, dass ferner die Krümmungsreaction früher bemerklich werden würde, wenn nicht die Inscenirung der motorischen Thätigkeit eine gewisse und öfters wohl eine erhebliche Zeit erfordern würde. Es ist desshalb verständlich, dass die tropistische Reactionszeit zumeist viel kürzer bei den freibeweglichen Organismen ausfällt, bei denen es sich nur um die directive Lenkung der schon vorhandenen Bewegungsthätigkeit handelt.

Nachwirkungsbewegungen. — Wird die tropistische Induction über die Präsentationszeit ausgedehnt, so wird naturgemäss die Nachwirkung gesteigert. So fand z. B. Sachs[4]) Nachwirkungen, die 1—3 Stunden anhielten, und die eine erhebliche Krümmung herbeiführten, als er negativ geotropische Stengelorgane vertical stellte, nachdem sie so lange horizontal gelegen hatten, bis der Beginn der Krümmungsthätigkeit bemerklich wurde. Zu analogen Resultaten führten Versuche von H. Müller[5]) und Wiesner[6]), in denen durch einseitige Beleuchtung bis zum Beginn der heliotropischen Krümmungsbewegung gereizt wurde. Allerdings tritt nicht in allen Fällen eine auffällige Nachwirkung ein, die indess nie gänzlich fehlen dürfte und die sogar bei den schnell reagirenden Schwärmzellen darin zum Ausdruck kommt, dass sich der Organismus, bei Sistirung des phototropischen Reizes, noch einen Augenblick in der Reizrichtung fortbewegt. Wenn

---

Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 37; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 185. Weitere Angaben finden sich in der II, § 112 und der fernerhin citirten Literatur.

1) Vgl. Czapek, l. c. p. 184; Darwin, l. c. p. 422; Sachs, Flora 1873, p. 321. Verschiedene Beobachtungen sind in der II. § 110 citirten Literatur mitgetheilt. — Ebenso finden sich Angaben über andere Tropismen in den II. § 114—117 angeführten Arbeiten.

2) Vgl. Czapek, l. c. p. 183.

3) In Bezug auf die Knoten von Tradescantia vgl. Kohl, Bot. Ztg. 1900, p. 19.

4) J. Sachs, Flora 1873, p. 325.

5) H. Müller, Flora 1876, p. 89.

6) J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 61, und 1880, II, p. 87.

in einigen Fällen Nachwirkungen vermisst wurden[1]), so ist der Grund hierfür sicherlich in den Versuchsbedingungen zu suchen. Da aber die Realisirung und die Ausgiebigkeit der Nachwirkung von verschiedenen Factoren abhängen, so ist auf eine einfache und allgemein giltige Beziehung zwischen Induction und Nachwirkungserfolg nicht zu rechnen. Im allgemeinen scheint aber (bei gut reagirenden Objecten) die Nachwirkung mit der Reactionszeit zuzunehmen[2]).

§ 124. Reizintensität und Excitation.

Mit der Steigerung der Reizintensität (des Reizanstosses) nimmt (wie auch bei andersartigen Reizen, vgl. II, p. 365, 462) im allgemeinen die Excitation zu, wie sich daraus ergiebt, dass die Reactions- und die Präsentationszeit verkürzt werden, und dass durch dieselbe Reizdauer eine ansehnlichere Bewegung ausgelöst wird. Da aber die Excitation, sowie die Reaction, aus verwickelten Processen resultiren, so können die Beziehungen zwischen den besagten Reizerfolgen und der Grösse des Reizanstosses (der Reizintensität) sicherlich nicht durch eine einfache und allgemein giltige Formel ausgedrückt werden. Eine einfache Beziehung ist ohnehin schon dadurch ausgeschlossen, dass mit der Erhöhung der Beleuchtung, der Temperatur, der chemischen Wirkung u. s. w. eine Abstumpfung oder Sistirung der sensorischen und motorischen Fähigkeiten und endlich der Tod herbeigeführt werden (vgl. II, § 63).

Innerhalb der zulässigen Grenzen werden durch die Steigerung des Reizes (Reizanstosses) nicht nur die Sensibilität und Reactionsfähigkeit, also der zeitliche Verlauf der Reaction, sondern vielfach auch die Gleichgewichtslage mehr oder weniger modificirt, und also dem entsprechende Bewegungen veranlasst. So haben wir bereits gehört, dass z. B. bei genügender Steigerung der einseitigen Beleuchtung die bis dahin positiv phototactischen Schwärmzellen veranlasst werden, das Licht zu fliehen, und dass bei festgewurzelten Pflanzen bei specifisch verschiedener Lichtintensität (auch bei radiären Organen) die positiv heliotropische Reaction in eine plagiotrop oder auch in eine negativ phototropische Gleichgewichtslage übergehen kann (II, § 112, 115). Auch ist schon mitgetheilt, dass derartige Reactionsänderungen ebenso in Bezug auf thermotropische, chemotropische, hydrotropische, galvanotropische Wirkungen bekannt sind (II, § 114—118; 143—154). Ferner wird z. B. bei Steigerung der Centri-

---

1) So erhielt z. B. Sachs, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1873, Bd. I, p. 473, bei Wurzeln nie Nachwirkungen, die aber von Czapek u. A. in schönster Weise beobachtet wurden. — Ueber den Verlauf der Krümmungsreaction vgl. II, § 128.

2) Weitere Beobachtungen über Nachwirkungen finden sich in den in diesem Paragraphen, sowie in II, § 110—119 citirten Schriften. In Bezug auf die geotropische bezw. heliotropische Nachwirkung nach dem Abschneiden der Spitze der Wurzel und des Cotyledons von Graskeimlingen vgl. Bd. II, p. 604. — Uebrigens sind auch anderweitige Vorgänge mit Nachwirkungen verknüpft, die allgemein darin zum Ausdruck kommen, dass sich ein Organismus schneller oder langsamer auf den den neugeschaffenen Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustand einstellt (II, p. 79; über die Entstehung der Tagesperiode vgl. II, § 58, 98). Auch die formativen Inductionen sind Beispiele von Nachwirkungen, die sich z. B. bei der Induction einer permanenten Dorsiventralität oder bei der Züchtung farbloser Bacterienrassen dauernd erhalten (vgl. II, p. 167, 181, 241 etc.).

fugalkraft der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln verkleinert[1]) und bei den diageotropen Rhizomen[2]) eine abwärts (erdwärts) gerichtete Krümmung veranlasst.

Ferner wird im allgemeinen die Sensibilität mit der Inanspruchnahme durch den Reiz abgestumpft. Ist also ein Organismus (Organ) durch Licht, chemische Agentien etc. bereits in einen Reizzustand versetzt, so ist ein absolut grösserer Reizzuwachs nothwendig, um wiederum denselben Effect, also z. B. eine eben merkliche Reaction (d. h. die Ueberschreitung der Unterschiedsschwelle), zu verursachen[3]). Eine derartige Abstumpfung ist übrigens, ausser für die tropistischen, auch für verschiedene andere Reizungen und zwar nicht nur für die Pflanzen, sondern auch für den Menschen bekannt. Obgleich das Verhältniss zwischen Reizgrösse und Excitation nicht durch eine allgemein giltige, einfache Formel ausgedrückt werden kann (vgl. II, p. 624), so hat sich doch ergeben, dass bei den Pflanzen innerhalb gewisser Grenzwerthe ähnliche Beziehungen zwischen Reiz, Reizzuwachs und Excitation, bezw. Empfindung vorkommen, wie bei dem Menschen, d. h. dass auch bei den Pflanzen zwischen dem schon wirksamen Reiz und dem Reizzuwachs dasselbe Verhältniss bestehen muss, um denselben Effect, also eine Excitation auszulösen, die durch eine eben merkliche Reaction, bezw. Empfindung kenntlich wird (Weber's Gesetz). So muss unter anderm zur Erzielung der Unterschiedsschwelle bei dem Menschen die Lichtintensität um $^1/_{100}$, bei Phycomyces um $^1/_5$ gesteigert werden. Befindet sich also dieser Pilz das einemal in einer äqualen (diffusen) Beleuchtung, die 5 Lichteinheiten, das anderemal in einer Beleuchtung, die 100 Einheiten entspricht, so wird im ersten Falle eine eben merkliche heliotropische Reaction durch die tropistische Wirkung von einer Einheit, im zweiten Falle aber erst durch die Wirkung von 20 Lichteinheiten, also durch einen absolut höheren Lichtzuwachs, hervorgerufen.

Dass mit dem Aussenreiz die Excitation (Reaction) steigt, jedoch im allgemeinen langsamer zunimmt als die Reizintensität, war bereits in Bezug auf die geotropische Reizung aus den Arbeiten von Sachs, Elfving, Fr. Schwarz (l. c.), in Bezug auf die heliotropische Reizung aus den Untersuchungen Wiesner's[4]) zu ersehen. Eine nähere Einsicht wurde aber erst durch meine[5]) Untersuchungen über die chemotactischen Reizvorgänge gewonnen, in welchen auch gezeigt wurde, dass der Hauptsache nach zwischen Reizgrösse und Excitation (bezw. Empfindung) bei den Pflanzen ähnliche Beziehungen bestehen, wie bei dem

1) Vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 607. — Vgl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1881, Bd. 2, p. 334; Elfving, Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen 1880, p. 33 (Separat. aus Acta Soc. Scient. Fennic. Bd. 12); Fr. Schwarz, Unters. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1881, Bd. 1, p. 80. — Bei genügender Steigerung der Centrifugalkraft wird natürlich eine mechanische Abwärtsbeugung erzielt. Siehe II, § 29.

2) Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, p. 1233.

3) Näheres Pfeffer, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 395, wo auch »Unterschiedsschwelle«, »Reizhöhe« und »Reizumfang« definirt sind.

4) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche 1878, I, und 1880, II.

5) Pfeffer, Bericht d. Botan. Gesellschaft 1883, p. 524; Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 395; 1888, Bd. 2, p. 633.

Menschen. Dieses wurde dann von Miyoshi[1]) für den Chemotropismus der Pilze und der Pollenschläuche, von Massart[2]) für den Phototropismus, von Czapek[3]) für den Geotropismus bestätigt.

Bei meinen Untersuchungen (l. c.) kamen die freibeweglichen Organismen z. Th. in Wasser, z. Th. in eine homogene Lösung des Reizstoffes, und dann wurde ermittelt, um wieviel concentrirter die Reizstofflösung in der zugeschobenen Glascapillare sein musste, damit eine eben merkliche Anlockung eintrat (vgl. II, § 149). Zu diesem Zwecke musste bei den Samenfäden der Farne[4]) die Capillarflüssigkeit ungefähr 30 mal mehr Aepfelsäure, bei Bacterium termo[5]) ca. 4 mal mehr Fleischextract enthalten. Bei 0,001 Proc. Fleischextract in der Aussenflüssigkeit ruft also ein Mehr von 0,003 Proc. in der Capillare, bei Aufenthalt in 1 Proc. Fleischextract aber erst ein Zuwachs von 3 Proc. Fleischextract dieselbe, eben merkliche tropistische Reaction hervor.

In analoger Weise (vgl. II, p. 584) fand Miyoshi, dass bei Pollenschläuchen ungefähr die 5fache, bei Mycelfäden von Saprolegnia ungefähr die 10fache Concentration nöthig ist, um die chemotropische Schwellenreaction zu bewirken.

Massart[6]) brachte in seinen Versuchen die Sporangiumträger von Phycomyces zwischen zwei gleichstarke Lichtquellen und ermittelte an welcher Stelle, d. h. bei welchem relativen Abstand von den beiden Lichtquellen, die phototropische Schwellenreaction eintrat. Hiermit ist also, da die Lichtintensität in bekannter Weise mit der Entfernung abnimmt, festgestellt, um wieviel die eine Flanke des Sporangiumträgers stärker beleuchtet sein muss als die andere, damit eine eben merkliche phototropische Reaction eintritt. Es ergab sich aus den bei verschiedener Helligkeit ausgeführten Versuchen, dass die Pflanze bei einer Helligkeitsdifferenz von ca. $^1/_5$ phototropisch reagirte. Die Pflanze ist folglich weniger empfindlich als der Mensch, der ungefähr einen Helligkeitsunterschied von $^1/_{100}$ wahrzunehmen vermag, während wir z. B. mit unserem Tastgefühl nur eine Vermehrung (oder Verminderung) der Belastung um $^1/_3$ zu unterscheiden vermögen (ein ähnliches Verhältniss besteht in Bezug auf den Geruchsinn und das Wärmegefühl). Uebrigens ist wohl zu beachten, dass unsere eigenen Empfindungen und die Reaction der Pflanze, also auch die Schwelle der Empfindung und der Reaction, von verschiedenem Werthe und nur insofern vergleichbar sind, als beide als Indicien für die Reizung benutzt werden (Näheres bei Pfeffer, l. c. 1884, p. 395).

Mit Hilfe der oben angewandten Methode der Unterschiedsschwelle wurde auch bei dem Menscben das Verhältniss zwischen Reiz und Empfindung ermittelt. Aus den mitgetheilten Versuchen ist zugleich zu ersehen, dass auch bei der Pflanze durch die allseitig gleiche (diffuse) Einwirkung des Lichtes oder des Chemotropicums die tropistische Stimmung modificirt, d. h. die heliotropische,

---

1) Miyoshi, Botan. Zeitung 1894, p. 21; Flora 1894, p. 81, vgl. Bd. II, p. 584.

2) Massart, La loi de Weber etc. Bullet. d. l'Academ. royale de Belgique 1888, 3 sér., Bd. 16, Nr. 12.

3) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 191; 1895, Bd. 27, p. 305.

4) Pfeffer, l. c. 1884, p. 397. Ebenda p. 432 ist mitgetheilt, dass ein analoges Resultat mit Samenfäden der Laubmoose gewonnen wurde, die durch Rohrzucker chemotactisch gereizt werden.

5) Pfeffer, l. c. 1888, l. c. p. 634. Es thut nichts zur Sache, dass die Reizung der Bacterien auf Phobochemotaxis beruht. Vgl. II, § 142.

6) L. c. Um zwei gleiche Lichtquellen zu erhalten, liess Massart das Licht einer Lampe von zwei, in geeigneter Weise aufgestellten Spiegeln reflectiren und stellte durch Entfernung dieser Spiegel von der Lampe die gewünschten Lichtintensitäten her.

bezw. die chemotropische Sensibilität abgeschwächt wird (vgl. II, § 121, 122). Eine solche Abschwächung findet ebenso bei der Inanspruchnahme durch den tropistischen Reiz statt[1]). Es ist dieses unter anderm darin ausgesprochen, dass mit der Zunahme des tropistischen Reizes die Reactionszeit zunächst schnell, dann langsam verkürzt wird. So ging in Versuchen Czapek's[2]) mit der Wurzel von Lupinus, bei Steigerung der Centrifugalkraft von 0,001 auf 1 g, die Reactionszeit von 6 Std. auf $1^3/_4$ Std., bei weiterer Steigerung der Fliehkraft auf 40 g aber nur auf 45 Min. zurück.

In den Hauptzügen bestehen ähnliche Verhältnisse zwischen Reizgrösse und Excitation (Reaction) auch bei den nicht tropistischen Reizungen. Es wurde bereits an verschiedenen Stellen auf die Abstumpfung der Sensibilität durch denselben Reiz hingewiesen, und ferner darauf, dass unter Umständen besondere Eigenthümlichkeiten ausgebildet sind[3]). In dieses Gebiet gehört somit auch die bekannte Erfahrung, dass die Wachsthumsthätigkeit und andere Functionen mit der Zunahme der Temperatur, eines Nährstoffes u. s. w. vom Minimum ab zunächst schneller, dann, mit der Annäherung an das Optimum, allmählich langsamer gesteigert werden, dass ferner durch eine solche Curve auch diejenigen Excitationen ausgedrückt werden, die durch die Einwirkung unnöthiger Stoffe, sowie durch andersartige Eingriffe veranlasst werden[4]). Eine Abnahme der Thätigkeit (und der Excitation) wird, bei genügender Steigerung der Intensität, schliesslich durch jedes Agens bewirkt (II, p. 279). Zudem liefert die graphische Darstellung derjenigen tropistischen Reactionen, in welchen sich die Bewegungsrichtung mit der Zunahme der Reizintensität ändert, eine Curve mit einem Wendepunkt[5]).

In allen diesen und anderen Fällen resultirt die physiologische Reaction und deren Aenderung aus dem Zusammengreifen verschiedener Factoren und Partialfunctionen. Natürlich sind nur die nächsten, fassbaren Factoren erkannt, wenn sich z. B. zeigen lässt, dass die Verschiebung der Gleichgewichtslage mit der Reizintensität die Folge davon ist, dass dasselbe Agens zwei verschiedenartige

1) Es ist allerdings aus verschiedenen Gründen anzunehmen, dass die diffuse und die tropistische Inanspruchnahme nicht ganz übereinstimmend wirken. In dieser Hinsicht fehlen indess nähere Untersuchungen. Uebrigens sind die tropistische und die diffuse Wirkung unter Umständen schwer auseinanderzuhalten. So wird mit der Erhöhung der Concentration des Chemotropicums in der Capillare, und damit in der Diffusionszone, der ganze Organismus (Samenfaden, Pilzfaden etc.) in eine concentrirtere Lösung versetzt. Ferner wird eine Steigerung der einseitigen Beleuchtung zumeist auch eine vermehrte Lichtzufuhr zur Schattenseite zur Folge haben.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 191; 1895, Bd. 27, p. 305. — Aus verschiedenen Gründen würde die Ermittlung der Präsentationszeit das Verhältniss zwischen Reizgrösse und Excitation genauer angeben.

3) Siehe diesen Bd. II, p. 442, 463, § 121, 122, sowie z. B. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 406, 506, 521; Correns, Flora 1892, p. 107, 150.

4) Vgl. Bd. II, p. 78, 94, wo auch auf die dauernde Steigerung der Athmung bei Erhöhung der Temperatur hingewiesen ist.

5) Die Bezeichnung dieses Maximums als Optimum (II, p. 78) ist nicht gerade glücklich gewählt. Denn einmal ist es z. B. möglich, dass ein Organismus zu Grunde geht, während die optimalen Bedingungen für eine Partialfunction bestehen (vgl. II, p. 78). Ferner kann man ebensowohl die positiv, wie die negativ tropistische Gleichgewichtslage als Optimum bezeichnen, und thatsächlich ist es für den Organismus vortheilhaft, dass er sich bei der Steigerung der Intensität des Lichtes von diesem wegwendet. — Ueber Phobophototaxis etc. vgl. II, § 142, und Rothert, Flora 1901, p. 401.

tropistische Auslösungen bewirkt[1]). Lässt sich indess, wie zumeist, eine solche Combination nicht nachweisen, so vermögen wir auch in diesem Falle nicht zu sagen, durch welche Vorgänge im Protoplasten es bewirkt wird, dass sich die Reizstimmung mit der Zunahme der Reizintensität ändert (vgl. II, p. 362, 616, § 123).

Nach dem Gesagten kann es nicht überraschen, dass das reale Verhältniss zwischen Reiz und Reizung (Excitation) zum Theil sehr erheblich von der Curve abweicht[2]), die nach dem Weber'schen Gesetz construirt ist. Nach diesem wird eine gleiche Excitation erzielt, wenn der schon bestehende Reiz und der Reizzuwachs in demselben Verhältniss stehen, oder, in anderer Formulirung: es wächst die Excitation in arithmetischer Progression, wenn der Reiz in geometrischer Progression zunimmt. Da dasselbe Verhältniss zwischen den Grundzahlen und den zugehörigen Logarithmen besteht, so kann man auch sagen: die Excitation ist proportional dem Logarithmus des Reizes[3]). In den oben (II, p. 626) erörterten Fällen stimmt übrigens der empirische Befund (innerhalb gewisser Grenzen) mit den theoretischen Forderungen des Weber'schen Gesetzes bei den Pflanzen ebensogut überein, wie bei dem Menschen. Es wächst dann also, der logarithmischen Curve entsprechend, nach Ueberschreitung der Schwelle die Excitation zunächst schneller, dann langsamer als die Reizintensität. Mit Rücksicht auf die Pflanzen kann es aber nicht zweifelhaft sein, dass das Zustandekommen der fraglichen Relationen in den physiologischen Vorgängen zu suchen ist, also nicht, wie es Fechner bei alleiniger Berücksichtigung der Empfindungen des Menschen annahm, in den psychischen Processen. Es ist desshalb auch geboten, die von Fechner angewandte Bezeichnung »psychophysisches Gesetz« zu vermeiden[4]).

Ebenso wie die Stimmungsänderung durch einen andersartigen Reiz, so muss auch die Stimmungsänderung bei Steigerung der Reizintensität in erster Linie durch eine Modification in dem sensorischen Apparat oder den sensorischen Processen verursacht werden (vgl. II, § 121, 122). Naturgemäss kann aber die Stimmungsänderung benutzt werden, um einen gewissen Aufschluss über verschiedene Fragen zu gewinnen. Wird z. B. bei der Inanspruchnahme durch einen bestimmten Reiz die Sensibilität des Organes gegenüber einem anderen Reiz nicht modificirt, so muss die Perception beider Reize auf verschiedenartigen Processen beruhen[5]). Dieses gilt also auch für die chemotropische Sensibilität, und es ist demgemäss aus den Versuchen Rothert's[6]) zu folgern, dass die anlockende Reizwirkung, welche Fleischextract und Aether auf Amylobacter spec. ausüben, auf zwei von einander unabhängigen Perceptionsprocessen beruhen. Denn die Reizwirkung von 1 Proc.

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 552, sowie über das Zusammenwirken von Chemotropismus und Osmotropismus II, p. 581, § 150. — An diesen und anderen Stellen (vgl. z. B. II, § 109, 132) ist auch gezeigt, warum sich die Verhältnisse bei dorsiventralen Organen complicirter gestalten.

2) Nach Mendelssohn (Centralbl. f. Physiol. 1903, Bd. 17, p. 11) steigt die thermotropische Reizung proportional zur Temperatur.

3) Ueber dieses und das Folgende vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 401 ff, und 1888, Bd. II, p. 638.

4) Unser eigenes Empfinden ist immerhin geeignet, die fragliche Unterschiedsempfindung der Organismen verständlich erscheinen zu lassen. So ruft z. B. der Gewinn eines Markstückes bei dem Bettler, aber nicht bei dem Millionär, einen grossen Eindruck hervor.

5) Vgl. hierüber Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 648.

6) Rothert, Flora 1901, p. 387. — Vgl. auch II, § 131.

Fleischextract bleibt unverändert, wenn sowohl die Lösung in der Capillare, als auch die ausserhalb derselben befindliche Flüssigkeit mit 1,6 Proc. Aether versetzt werden, der bei einseitiger Wirkung ebenfalls diesen Amylobacter anlockt.

Der Eintritt eines Stimmungswechsels darf allerdings nicht ohne weiteres zu einer bindenden Schlussfolgerung benutzt werden, da ein Stimmungswechsel auch durch einen andersartigen Reiz erzielt werden kann, dessen Perception auf der Ausbildung einer besonderen Sensibilität beruht (II, § 121, 122). Die Erfahrung, dass die chemotropische Wirkung der Aepfelsäure auf die Samenfäden der Farne sowohl durch diese Säure, als auch durch Maleinsäure abgestumpft wird, macht es immerhin wahrscheinlich, dass beide Stoffe denselben Auslösungsvorgang hervorrufen [1]. Zu demselben Schluss führt auch die Thatsache, dass die anlockende Wirkung des Dextrins auf Bacterien durch die Uebertragung des Organismus in eine Dextrinlösung in derselben Weise herabgesetzt wird, wie durch die Uebertragung in eine Lösung von Fleischextract [2]. Ferner spricht der Umstand, dass z. B. für verschiedene Bacterien Kaliumsalze, Fleischextract und andere Stoffe in gleicher Weise Reizmittel sind, während nur gewisse Arten durch Sauerstoff angelockt werden, dafür, dass diesem Verhalten specifische Sensibilitäten zu Grunde liegen (vgl II, § 126, 150, 151). Auf solche haben wir ja zunächst immer zu schliessen, wenn in dem einen Falle verschiedenartige Reizanstösse einen ähnlichen Erfolg haben, während in anderen Organen (Organismen) nur die Sensibilität für einen oder einzelne dieser Reizanstösse ausgebildet ist (vgl. I, p. 14; II, p. 360). Uebrigens ist zu erwarten, dass eingehende Untersuchungen über die wechselseitige Abstumpfung von Reizen wichtige Resultate zu Tage fördern werden. In der angedeuteten Weise wird sich unter anderm auch entscheiden lassen, ob und in wie weit etwa die Inanspruchnahme durch rothe Lichtstrahlen die tropistische Wirkung der blauen Strahlen abstumpft und umgekehrt.

§ 125. Die Reizbedingungen und der Reizprocess.

Wie früher (II, § 107) betont wurde, nehmen viele Organe (Organismen) bei einseitiger oder einseitig überwiegender Einwirkung von Licht, chemischen Agentien, Schwerkraft u. s. w. vermöge ihrer specifischen tropistischen Sensibilität eine bestimmte Orientirung an, weil bei der Ablenkung aus dieser Gleichgewichtslage Bewegungsreactionen ausgelöst werden, die auf die Wiederherstellung der tropistischen Gleichgewichtslage berechnet sind. Die Bedingungen für eine tropistische Reizung und Reaction sind demgemäss bei sensibeln, parallelotropen Organen gegeben, sobald diese nicht parallel zur Angriffsrichtung von Licht, Schwerkraft etc. orientirt sind, während sich ein plagiotropes Organ gerade dann in der Gleichgewichtslage befindet, wenn der Reizangriff rechtwinkelig, bezw. schiefwinkelig gegen dasselbe gerichtet ist. Mit der Ablenkung aus der Gleichgewichtslage werden somit die Bedingungen für die tropistische Reizung hergestellt, die also z. B. bei einem parallelotropen Organ, auch bei inverser parallelotroper Aufstellung, fehlen, so lange die opponirten Flanken dem gleichen Einfluss von Licht, chemischen Agentien, Schwerkraft

1) Pfeffer, l. c. 1884, p. 399.
2) Pfeffer, l. c. 1888, p. 635.

u. s. w. ausgesetzt sind. Da aber diese völlig gleiche Inanspruchnahme schon durch eine geringe (autogene oder aitiogene) Krümmung (II, § 79), d. h. durch eine geringe Veränderung der Angriffsrichtung, aufgehoben wird, so ist dafür gesorgt, dass sich die besagte labile Gleichgewichtslage nicht erhält, dass also bei inverser Aufstellung bald eine tropistische Reizung beginnt, durch welche die stabile Lage gewonnen wird.

In jedem Falle ist also (wie besonders klar bei parallelotropen Organen hervortritt) ein inäqualer Angriff die äussere Bedingung für eine tropistische Reizung, die demgemäss im diffusen Licht ausbleibt, sowie auch dann, wenn der Organismus in der Mitte zwischen zwei gleichen Lichtquellen steht[1]. Analoges gilt für die chemotropische, thigmotropische etc. und auch für die geotropische Reizung, die ebenso wie am Klinostaten (II, § 109) auch dann nicht zu Stande kommen würde, wenn sich die Pflanze derart zwischen zwei Planeten befände, dass sie von zwei Seiten der gleichen Massenanziehung ausgesetzt wäre.

Die tropistische Reizung beruht somit auf der Bemessung einer Differenz, d. h. auf einer Unterschiedsempfindung[2]). Mit diesem allgemeinen Schlusse ist natürlich nichts näheres über die Reizbedingungen und die Reizprocesse vorausgesetzt und ausgesagt, die thatsächlich bei den phototropischen, geotropischen, thigmotropischen, chemotropischen u. s. w., überhaupt bei allen denjenigen Reizungen nicht völlig identisch sein können, die auf specifischen Sensibilitäten beruhen. Zudem ist es nicht nothwendig, dass ein Agens stets in derselben Weise wirken muss, und es ist unter anderm schon hervorgehoben, dass durch einseitige Beleuchtung in verschiedener Weise eine bestimmte Orientirung erzielt werden kann[3]). Folglich ist es auch nicht zulässig, nach einigen Einzelerfahrungen zu generalisiren, und es ist z. B. ganz wohl möglich, dass ein sensibler Organismus die abgestufte Helligkeit, ein anderer Organismus aber speciell den bestimmten Strahlengang des Lichtes (die Lichtrichtung) als tropistischen Reiz empfindet (vgl. II, § 127).

Am einfachsten und klarsten treten uns diese und andere Verhältnisse bei den physiologisch radiären Organen entgegen, an die wir uns bei diesen und den folgenden Betrachtungen in erster Linie halten, da bei dorsiventralen Organen vielfach besondere Complicationen hinzukommen[4]). In der That ergeben sich

1) Vgl. II, p. 626. Es kann übrigens in verschiedener Weise durch die Eigenschaften eines radiären Organs bewirkt werden, dass eine allseitig gleiche Aussenwirkung eine tropistische Reizung hervorruft. Das könnte z. B. eintreten, wenn die eine Flanke eines Organs, in Folge ihrer Färbung oder anderer Eigenschaften, weniger Licht in das Innere treten lässt, als die andere, oder wenn durch die ungleiche Permeabilität zwei opponirter Flanken ein ungleich schneller Eintritt eines Reizstoffes verursacht wird. Vgl. Bd. II, p. 221, 357.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl., Bd. 2, p. 329, u. Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 477. — Da es sich in diesen, wie in manchen anderen Fällen, um Bemessung einer Differenz handelt, so ist es nicht gerade practisch, wie es Nagel (Botan. Zeitung, Ref. 1901, p. 297) thut, »Unterschiedsempfindlichkeit« für die später (II, § 142) zu besprechende Phobotaxis zu reserviren.

3) Vgl. Bd. II, § 107—109, wo auch darauf hingewiesen ist, dass ein Agens verschiedene Einflüsse und auch verschiedene Orientirungswirkungen ausüben kann.

4) Vgl. Bd. II, § 109, 131, 132. — Aus dem Gesagten geht hervor, dass nicht, wie es J. Loeb (Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1897, Bd. 66, p. 441; Vergleichende

die obigen Schlüsse schon aus den Erfahrungen über radiäre Organe, die zugleich zeigen, dass auch bei einzelligen Organen die tropistische Reactionsfähigkeit und Gleichgewichtslage durch äussere und innere Ursachen in weitgehender Weise modificirt werden kann (II, § 121, 122).

Naturgemäss werden die auf die Wiederherstellung und Erhaltung der tropistischen Gleichgewichtslage abzielenden Bewegungsreactionen (analog wie bei allem selbstregulatorischen Walten, II, § 45) nur bei Störung des Gleichgewichtszustandes ausgelöst. Da aber schliesslich keine Aenderung der Aussenbedingungen spurlos an dem Organismus vorübergeht, so befindet sich dieser schon desshalb in der tropistischen Gleichgewichtslage in einem modificirten Reizzustand[1]. Dass dem so ist, das wird unter anderm durch die Abstumpfung der tropistischen Sensibilität bestätigt, die sowohl bei allseitiger, wie auch bei äqual zweiseitiger Einwirkung des Tropisticums eintritt, sowie z. B. auch dann, wenn die von einer Lichtquelle ausgehenden Strahlen parallel zur Längsachse eines paralleloheliotropischen Organes gerichtet sind (vgl. II, § 122, 124).

Zudem sind die ansehnlichen und geringfügigen formativen Reactionen und Regulationen, die durch die einseitige Einwirkung von Licht, Schwerkraft etc. veranlasst werden, Belege für Reizwirkungen und Reizstimmungen, die nicht durch eine Krümmungsbewegung angezeigt werden (vgl. II, Kap. VI u. VII). Dahin zählt z. B. die Verlangsamung des Wachsthums bei inverser Aufstellung (II, § 29), und wenn, woran nicht zu zweifeln ist, die Wachsthumsthätigkeit des Grasknotens auch bei völlig äqualer (diffuser) Einwirkung der Schwerkraft erweckt wird, so folgt daraus, dass in diesem Organe die Wachsthumsthätigkeit durch den parallelotropen Einfluss der Schwerkraft sistirt wird[2]. Ferner ist zu beachten, dass die tropistische Reaction wahrscheinlich öfters aus verschiedenen (nicht separirbaren) Excitationen resultirt, die dasselbe Agens hervorruft, dass also in der tropistischen Gleichgewichtslage in demselben Sinne verschiedene Reizungen thätig sind, wie bei dem Zusammenwirken von zwei oder einigen differenten Reizanstössen (II, § 120). Das ist unter anderm der Fall bei den plagiotropen Prothallien der Farne, bei welchen das Fortbestehen der labilen dorsiventralen Induction zugleich ein Beispiel für die Existenz eines bestimmten Reizzustandes in der Gleichgewichtslage ist (vgl. II, p. 182).

Nach den an dieser und anderer Stelle gegebenen Erörterungen ist es selbstverständlich, dass der tropistische Effect nicht ohne weiteres nach den Erfolgen bemessbar ist, die ein Agens bei allseitig gleicher (diffuser) Einwirkung

---

Gehirnphysiologie 1899, p. 4) annimmt, in der tropistischen Gleichgewichtslage die symmetrischen Punkte immer so orientirt sein müssen, dass sie von einem gleich intensiven Aussenreiz getroffen werden. — Dass auch dorsiventrale Organe und Organismen parallelotrop reagiren können, ist II, p. 551 mitgetheilt.

1) Die Einwände Noll's (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 487) sind aus einer einseitigen Betrachtung der obwaltenden Verhältnisse entsprungen. — Vgl. ferner Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 19; Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. I, p. 15; Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. I, p. 476; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 195. [G. Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 468; Noll, Bericht d. Bot. Gesellsch. 1902, p. 416.]

2) Bd. II, § 29. Untersuchungen, die von Hering im hiesigen Institute ausgeführt wurden, ergaben, dass bei inverser Aufstellung allgemein eine gewisse Hemmung des Längenwachsthums eintrat.

hervorruft, dass vielmehr die einseitige Angriffsweise besondere tropistische und anderweitige Auslösungen und Reactionen veranlassen kann. Vermuthlich wird die Zukunft noch mehr Beispiele dafür bringen, dass die Wachsthumsthätigkeit (oder eine andersartige motorische Thätigkeit) durch die einseitige Reizung erst erweckt oder doch erheblich modificirt wird. Letzteres ist unter anderm bei den allseitig empfindlichen Ranken der Fall, bei denen durch eine einseitige, aber nicht durch eine allseitige Contactreizung eine transitorische Wachsthumsbeschleunigung veranlasst wird[1]).

In zweckentsprechender Weise werden schon durch eine geringe, aber specifisch verschiedene Lagenänderung die tropistischen Reactionen ausgelöst, durch welche die tropistische Ruhelage hergestellt und erhalten wird. Mit der Ablenkung nimmt dann im allgemeinen die Excitation schnell zu, um in einer bestimmten Lage, d. h. bei einer bestimmten Angriffsrichtung des Lichtes, der Schwerkraft etc., den Maximalwerth zu erreichen. Im näheren müssen schon desshalb Differenzen bestehen, weil bei einem parallelotropen Organ die Ablenkung bis 180 Grad, bei einem diatropen aber nur bis 90 Grad gesteigert werden kann, da mit der Ueberschreitung dieser labilen Lage wiederum die tropistische Auslösung beginnt. Beachtenswerth ist, dass bei parallelotropen (radiären) Organen die stärkste Excitation nicht, oder doch in gewissen Fällen nicht, bei rechtwinkligem Angriff der Schwerkraft, sondern erst bei grösserer Ablenkung aus der geotropen Gleichgewichtslage eintritt. Es ist indess sehr wohl möglich, dass in dieser Hinsicht, sowohl in Bezug auf die Pflanzen, als auch in Bezug auf die tropistischen Reizmittel, specifische Differenzen bestehen.

Nähere Studien liegen nur für den Geotropismus vor. Bei den von Czapek[2]) untersuchten, parallelotropen Wurzeln und Sprossen (auch bei Phycomyces) tritt die stärkste Erregung bei einer Ablenkung von 140—160°, also dann ein, wenn die Wurzeln 50—70° aufwärts, die Stengel ebenso stark abwärts gegen die Horizontale geneigt sind. Die schnelle Zunahme der Reizung mit der Ablenkung ergiebt sich daraus, dass Wurzeln schon bei einer Ablenkung von 2°, aber langsamer als bei einer Ablenkung von 20° reagiren. Bei fernerer Zunahme der Ablenkung konnte Czapek keine weitere Beschleunigung des Reactionsbeginnes bemerken. Jedoch wurde eine weitere Steigerung der geotropischen Excitation dadurch erwiesen, dass nach gleichlanger geotropischer Induction die ansehnlichste Nachwirkungskrümmung bei denjenigen Wurzeln eintrat, die um 140—160° abgelenkt worden

---

1) II, § 88. — Natürlich giebt es auch transitorische Beschleunigungen durch diffuse Reizwirkungen. Vgl. z. B. II, p. 478.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 27, p. 288, 297; 1898, Bd. 32, p. 193. — Sachs (Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 240; Flora 1873, p. 325), sowie A. Bateson u. Fr. Darwin (Annals of Botany 1888, Bd. 2, p. 65) nehmen an, dass die stärkste geotropische Reizung bei horizontaler Lage der parallelotropen Organe stattfinde, während nach Elfving (Beitrag z. Kenntniss der Wirkung d. Schwerkraft auf Pflanzen 1880, p. 32) die geotropische Reizung den Maximalwerth bei umgekehrter Stellung der Hauptwurzel erreichen soll. — Aus dem im Text Gesagten ergiebt sich zugleich, dass die Grösse der geotropischen Reizwirkung nicht schlechthin dem Sinus des Ablenkungswinkels, d. h. der auf dem Organe rechtwinklig stehenden Componente der Schwerkraft proportional ist. [Nach Massart (Sur l'irritabilité d. plantes superieures 1902, p. 28) tritt bei parallelotropen Organen die maximale geotropische Reizung in der Horizontallage ein.]

waren [1]). Mit weiterer Ablenkung nimmt die Excitation wieder ab, und bei genau inverser Stellung wird eine labile Gleichgewichtslage erreicht [2]). Werden also parallelotrope Wurzeln oder Stengel, bei Verhinderung einer Abweichung von der Verticalen, längere Zeit in der inversen Stellung gehalten, so tritt am Klinostaten keine geotropische Nachwirkung ein. Eine geringe Abweichung von der Verticalen, die unter normalen Verhältnissen stets durch die autonomen Bewegungen herbeigeführt wird, genügt aber, um eine positiv oder negativ geotropische Reizung und damit die Rückführung in die stabile Ruhelage zu veranlassen (Czapek, l. c. p. 290).

Bei diesen Betrachtungen wurde vorausgesetzt, dass die Basis des Sprossstückes festgehalten, der Spitze also Bewegungsfreiheit geboten ist. Fixirt man dagegen an einem horizontal liegenden Sprosse die Spitze, so wird durch die negativ geotropische Krümmung in der Actionszone der basale Sprosstheil gehoben und in eine inverse Ruhelage geführt. Demgemäss tritt keine geotropische Reaction ein, wenn ein Sprossstück in umgekehrter Lage so aufgestellt wird, dass die Spitze festgehalten ist. Wird aber die Spitze in normaler Verticallage festgelegt, so wird durch die Nutationen des freien Theiles die geotropische Reizbedingung hergestellt und hierdurch, analog wie bei horizontaler Lage, eine inverse Aufrichtung des freien Sprosstheils verursacht. Aus dem Gesagten ergiebt sich ohne weiteres, dass sich sowohl der basale, wie der apicale Theil des horizontal aufgestellten Sprossstückes negativ geotropisch aufrichtet, wenn die Mitte der sensibeln und krümmungsthätigen Partie fixirt und damit zum Drehpunkt gemacht wird [3]). Wird aber bei einer Wurzel in normaler Verticallage die Spitze fixirt, so unterbleibt eine Krümmung in dem freien basalen Theil, weil sich die allein perceptionsfähige Wurzelspitze dauernd in stabiler Ruhelage befindet. Durch das Festhalten der Wurzelspitze in Horizontallage wird dagegen eine continuirliche geotropische Reizung und dadurch eine Krümmungsthätigkeit in der Actionszone bewirkt, durch die der basale Theil über die Verticallage hinausgeführt wird (II, p. 605, wo auch das analoge Verhalten des Cotyledons der Paniceen erwähnt ist).

In principieller Hinsicht verhalten sich analog die diageotropen Rhizome [4]), die sich sowohl bei aufwärts wie abwärts gerichteter Verticalstellung in einer labilen Gleichgewichtslage befinden und demgemäss bei einer weitergehenden Ablenkung nicht auf demselben Wege in die stabile Ruhelage zurückkehren. Ausserdem kommt eine Eigenthümlichkeit darin zum Ausdruck, dass bei einer Ablenkung nach oben die geotropische Reaction früher beginnt, dass also unter diesen Umständen die geotropische Excitation ansehnlicher ausfällt, als bei gleichstarker Ablenkung nach unten (Czapek, l. c.).

Ein analoges Verhalten findet sich bei den ebenfalls radiären Seitenwurzeln

---

1) Dem entspricht es, dass die Knoten der Grashalme eine negativ geotropische Reizung erfahren, wenn sie, unter demselben Winkel gegen die Horizontale, abwechselnd und jedesmal gleich lange in eine aufwärts und eine abwärts geneigte Lage gebracht werden. Es wurde dieses unter Verwendung der von Czapek für Wurzeln angewandten Methode von F. M. Pertz (Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 620) nachgewiesen.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 291. [M. H. Ricôme, Compt. rend. 1903, Bd. 137, 204.]

3) Ueber derartige Versuche vgl. z. B. Frank, Beiträge z. Pflanzenphysiologie 1868, p. 80; Noll, Heterogene Induction 1892, p. 22; B. P. G. Hochreutiner, Actes d. Congrès Botanique d. Paris 1900, p. 39. [Massart, l. c. 1902. p. 31.]

4) Czapek, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 1231.

1. Ordnung[1]), deren klinotroper Grenzwinkel durch die Reizwirkung der Schwerkraft bestimmt wird (II, p. 563, 597). Da die Ablenkung nach oben als stärkerer Reiz wirkt, so tritt eine entsprechende Krümmungsreaction auch dann ein, wenn die Seitenwurzel abwechselnd abgelenkt wird und zwar gleich lange und gleich stark nach oben und nach unten. Nach beiden Richtungen steigt mit der Lagenänderung die Excitation, die ihren Maximalwerth erreicht, wenn die aufwärts gerichtete Ablenkung annähernd 90° beträgt, wenn also der Winkel, welchen die Seitenwurzel mit dem Lothe bildet, ca. 150—160°, d. h. ungefähr derselbe ist, wie derjenige, bei welchem die maximale geotropische Excitation der parallelogeotropen Hauptwurzel eintritt. Da sich die Seitenwurzeln bei der Verticalstellung ähnlich verhalten, wie die diageotropen Rhizome, so muss bei einer Ablenkung nach unten die maximale geotropische Excitation schon bei einer Lagenänderung stattfinden, die geringer ist als der Grenzwinkel, der zumeist 60—80° beträgt. Denn die klinotropen Seitenwurzeln befinden sich nach Czapek (1898, l. c. p. 243 sowohl in der aufwärts, wie in der abwärts gerichteten Verticalstellung in der labilen Ruhelage, stimmen also in dieser Hinsicht mit den diageotropen Organen überein und unterscheiden sich von den parallelotropen Hauptwurzeln darin, dass es bei diesen nur eine labile Lage giebt.

Da die besprochenen Erfolge auf verschiedene Weise erzielbar sind, so lassen sich aus diesen wichtigen Reactionseigenschaften nicht ohne weiteres Schlüsse in Bezug auf das Zustandekommen der verschiedenartigen Ruhelagen oder auf die Reizprocesse ziehen, und man kann nicht behaupten, dass sich alle plagiotropen Organe gleich verhalten müssen. Dasselbe gilt für die dorsiventralen Organe, die darin übereinstimmen, dass sie sich nur in einer Lage im stabilen Gleichgewicht befinden (II, p. 551). Voraussichtlich steigt auch bei diesen die tropistische Excitation nicht in demselben Maasse, wenn gleichstark nach oben oder nach unten abgelenkt wird[2]). Es kann aber nur empirisch entschieden werden, in welcher Lage ein labiler Zustand besteht, und ob dieser bei allen dorsiventralen, plagiotropen Organen bei derselben Orientirung zum Loth eintritt.

§ 126. Fortsetzung.

Wie früher (II, § 77, vgl. auch II, p. 440) allgemein und auch in Bezug auf die Richtungsbewegungen (II, § 107—109) hervorgehoben wurde, vermögen wir aus den erkennbaren Bau- und Structurverhältnissen des Protoplasten nicht abzuleiten, warum einem Organe (Organismus) eine specifische Reizbarkeit zukommt oder abgeht. Ebenso ist auch bei den tropistischen Reizreactionen zur Zeit noch keine tiefere Einsicht in die perceptorischen und in die sich anschliessenden sensorischen Processe gewonnen. Wenn wir nun im Folgenden, im Anschluss an II, § 77 und 107—109, den derzeitigen Stand unserer Kenntnisse über die tropistischen Reizprocesse darzulegen versuchen, so sei zunächst nochmals daran erinnert, dass mit der besten Kenntniss der Reizbedingungen, des Perceptionsortes, der Leitbahnen und des Verlaufs der Bewegungsreaction der eigentliche physiologische Reizprocess noch nicht aufgeklärt ist.

---

1) Czapek, 1895, l. c. p. 1213; Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 244. Vgl. auch Schober, Bot. Ztg. 1897, p. 7.

2) Vgl. Czapek 1898, l. c. p. 195, sowie die in § 126 zu besprechenden Verhältnisse.

Falls also z. B. die geotropische Reizung auf der Senkung specifisch schwererer Körper, bezw. auf der hierdurch bewirkten Auslösung beruht (vgl. II, § 127), so ist nur ein vorbereitender Schritt (II, p. 359), also der interne Reizanstoss, näher präcisirt, eine tiefere Einsicht in den physiologischen Perceptionsvorgang aber ebensowenig gewonnen, wie durch die Ermittelung der Bedingungen für die thigmotropische Reizung (II, § 87, 89). Analog liegt die Sache, wenn der Galvanotropismus etwa darauf beruht, dass durch den galvanischen Strom im Organismus die Bedingungen für eine chemotropische Reizung hergestellt werden (II, § 154). Ferner würde immer nur eine Bedingung für die physiologische Perception ermittelt sein, wenn sich nachweisen liesse, dass der nächste Erfolg der einseitigen Beleuchtung oder einer anderen tropistischen Reizung in einer Veränderung der Oberflächenspannung bestände (vgl. II, § 137, 51).

Natürlich bedeutet eine jede derartige Zergliederung und Präcisirung einen wichtigen Fortschritt (I, p. 3), der somit auch gewonnen ist, wenn sich als näherer Erfolg der tropistischen Reizung (also als Glied der Reizungskette) eine Verlagerung im Protoplasma oder irgend eine fassbare Veränderung nachweisen lässt, durch welche des ferneren die Bewegungsreaction vermittelt oder veranlasst wird. Wie letzteres geschieht, ist dann immer noch eine offene Frage. Thatsächlich wird ebensowenig, wie durch die Constatirung der positiv oder negativ heliotropischen, chemotropischen etc. Reaction von Plasmodien, Schwärmzellen u. s. w. (II, § 145 ff.), durch die Feststellung einer Lagenänderung etc. im Protoplasma der vorausgegangene und veranlassende physiologische Perceptionsprocess aufgeklärt. Es ist übrigens wahrscheinlich, jedoch nicht sicher gestellt, dass in gewissen Fällen eine Verlagerung im Protoplasma in dem besagten Sinne die nähere Ursache einer Krümmungsbewegung wird. Jedoch ist nicht zu vergessen, dass eine Verlagerung (z. B. eine localisirte Plasmaansammlung) auch als Begleiterscheinung der tropistischen Reaction oder als Folge der realisirten Krümmung auftreten kann[1]).

Bei unserer Unkenntniss der sensorischen Vorgänge lässt sich nicht

---

1) Dass eine Plasmaansammlung auf der Concavseite bei geotropischen, heliotropischen, thigmotropischen etc. Krümmungen vorkommt, wurde von Kohl (Botanische Hefte von A. Wigand 1885, I, p. 161) und von Wortmann (Botan. Zeitung 1887, p. 803, 1888. p. 469, 1889, p. 491) festgestellt. Da eine solche Ansammlung nach Elfving Zur Kenntniss d. Krümmungserscheinungen 1888, Sep. a. Oefversigt af Finska Vet. Soc. Förhandlingar Bd. 30); G. Bullot (Annales d. l. Soc. belg. d. Microscopie 1897, Bd. 31, p. 71); E. Mitschka (Ber. der Bot. Gesellsch. 1897, p. 164) erst nach dem Krümmen und ebenso nach einer gewaltsamen Beugung eintritt, so dürfte dieselbe nur die Folge der mechanischen Hemmungen sein, welche sich an der gekrümmten Stelle dem bewegungsthätigen Plasma entgegenstellen. (Vgl. auch Noll, Flora 1895, Ergzbd. p. 38; Haberlandt, Oestreich. Bot. Ztschr. 1889, p. 5.) Wortmann (l. c.; vgl. auch Godlewski, Botan. Centralbl. 1888, Bd. 34, p. 83) nimmt auch in den sich tropistisch krümmenden vielzelligen Organen eine durch Zuwanderung zu Stande kommende Anhäufung von Plasma in den Zellen der Concavseite an, die aber durch die Untersuchungen dieses Forschers nicht erwiesen ist und thatsächlich nicht stattzufinden scheint. Vgl. Noll, l. c. und Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 1, p. 531; Kohl, Die Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 27, 35. — Ueber sichtbare Vorgänge im Plasma bei geotropischer Reizung vgl. II, § 127. — Ein schönes Beispiel für Verlagerungen im Protoplasma bietet die durch Licht veranlasste Lagenänderung der Chloroplasten. II, § 146.

sagen, in wie weit die phototropischen, chemotropischen, geotropischen etc. (physiologischen) Perceptionsprocesse Besonderheiten bieten. Zudem ist unbekannt, ob bei den heliotropischen, chemotropischen, geotropischen etc. Reizungen der Perceptionsprocess immer in derselben Weise verläuft. Es wurde übrigens bereits auf diese Verhältnisse und ebenso auch darauf hingewiesen, dass zwar in dem Protoplasten keine specifischen, nur einem Zwecke dienende Sinnesorgane differenzirt sind, dass aber aller Voraussicht nach die differenten Organe und Bausteine des Protoplamas auch bei einer tropistischen Reizung in verschiedener Weise betheiligt sein dürften (II, p. 366).

So geht, wenigstens in gewissen Fällen, die Reizung ohne die directe Betheiligung des Zellkerns von statten (II, p. 367, § 154), und vermuthlich spielt die Hautschicht bei der Perception der tropistischen Reize eine hervorragende Rolle[1]). Freilich wird letzteres nicht durch die Thatsache erwiesen, dass tropistische Reizungen auch in Zellen vor sich gehen, in welchen nur die Hautschicht ruhend, das übrige Protoplasma aber in Strömung begriffen ist und dessbalb fortwährend den Ort wechselt. Denn thatsächlich kann auch unter diesen Umständen durch eine einseitige (localisirte) Einwirkung (wie z. B. die unter gewissen Bedingungen eintretende localisirte Plasmaanhäufung zeigt eine Constellationsänderung geschaffen werden, die sich bei Continuität der Einwirkung in allem Wechsel erhält, und direct oder indirect die tropistische Reizung ermöglicht oder verursacht. Auch die Erfahrungen, dass z. B. die Berührung zunächst die Hautschicht trifft, dass Zellen tropistisch reagiren, in denen das Protoplasma auf eine dünne Hautschicht reducirt ist, dass ferner die nur aus Hyaloplasma bestehenden Cilien Reize percipiren (II, § 154), gestatten keine sicheren Schlüsse. Denn es unterliegt ja keinem Zweifel, dass ebensowohl die Hautschicht, wie das übrige lebendige Cytoplasma reizbar und reactionsfähig sind. Ohnehin dürfte die Durchführung des ganzen Reizprocesses sehr gewöhnlich das Zusammenwirken der Hautschicht und des übrigen Cytoplasmas (oder auch des Zellkernes) erfordern, und möglicherweise ist in gewissen Fällen ein solches Zusammenwirken schon bei dem primären Perceptionsvorgang nothwendig. Uebrigens kommt auch der Hautschicht nur eine relative Ruhe und Stabilität zu. Zudem ergiebt sich aus der autogenen oder aitiogenen Veränderung der Sensibilität, dass auch die Reizfähigkeit (reizbare Structur) der Hautschicht veränderlich sein muss.

Es wurde schon wiederholt betont, dass auch der einfachste tropistische Reizerfolg eine complicirte Resultante ist (vgl. II, § 77, 117, 122), und vielleicht werden, häufiger als wir nachweisen können, durch die Einwirkung eines einzelnen Agens gleichzeitig verschiedene (tropistische, stimmungsändernde etc.) Reizungen vollbracht (vgl. II, § 108, 122 etc.). Factisch lässt sich aus dem Reactionsverlauf und Reactionserfolg nicht ersehen, ob sich einige oder zahlreiche perceptorische und sensorische Processe nebeneinander und nacheinander abspielen. Jedoch ist soviel gewiss, dass sich die Stimmung (die Eigenschaft) einer Zelle oder eines Organes (autogen oder aitiogen) derart ändern kann, dass der-

1) Noll, Naturwissenschaftl. Rundschau 1888, p. 43; Heterogene Induction 1892, p. 53; Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 281. [Noll, Biolog. Centralbl. 1903, Bd. 23, p. 418.]

selbe Reizanstoss entweder gar keine, oder eine positiv oder negativ parallelotrope, oder eine plagiotrope Orientirungsbewegung verursacht. Eine Veränderung der Gleichgewichtslage bei Steigerung der Reizintensität (II, § 124) kann somit ebensowohl durch die Modification der Reizstimmung (die ja vielfach eintritt), als auch dadurch bewirkt werden, dass gleichzeitig zwei antagonistische tropistische Reizungen stattfinden, die in ungleichem Grade zunehmen (II, § 108, 113, 122). Wenn letzteres in gewissen Fällen nachweislich zutrifft, so folgt daraus natürlich nicht, dass der Uebergang einer positiven in eine negativ tropistische Reaction etc. immer in dieser Weise erzielt werden muss[1]). Hiergegen spricht ohnehin die Erfahrung, dass in äquipotentiellen Zellen und Geweben (in dem autogenen Entwicklungsgang und in Folge äusserer Einflüsse) eine oder einige oder auch gar keine tropistischen Fähigkeiten ausgebildet und unter Umständen wiederum modificirt oder ausgeschaltet werden (II, p. 369, § 107). Uebrigens kann auch eine Maschine derart gebaut sein, dass derselbe Anstoss, je nach der internen Verstellung (Constellation), eine Vorwärts- oder eine Rückwärtsbewegung veranlasst, und es wäre möglich, den auslösenden Mechanismus so zu construiren, dass z. B. bei weiter gehender Drehung des Hebels, also bei Steigerung der Aussenwirkung, an Stelle der Vorwärtsbewegung eine Rückwärtsbewegung träte. Durch den Erfolg allein wird aber ebensowenig bei einer Maschine wie bei einer Pflanze angezeigt, ob die Umkehrung der Bewegung durch eine Umstellung in dem Empfangsapparate (in dem auslösenden Hebelwerk etc.) oder in den sich anschliessenden Vorgängen (Verkettungen) verursacht wird (vgl. II, § 122), welche letzteren bei dem Mechanismus durch Einschaltung von mechanischen oder elektrischen Uebertragungen und Auslösungen beliebig ausgedehnt und complicirt werden können.

Die obigen Erörterungen gelten nicht nur für die einzelligen, sondern auch für die vielzelligen Organe, bei welchen Complicationen z. B. dadurch entstehen, dass nicht alle Zellen activ sind oder sein müssen, und dass in den zu einem einheitlichen Ganzen verketteten Elementen die Reizstimmung und Reaction der einzelnen Zellen durch die wechselseitigen Beeinflussungen modificirt und regulirt werden (II, § 45, 46). Nur auf diese Weise ist es möglich, dass der Gewebecomplex wie ein einheitliches Organ reagirt, und dass z. B. in demselben, ebenso wie in einem einzelligen Organe, das Wachsthum auf der einen Seite beschleunigt, auf der antagonistischen Flanke aber verlangsamt wird (II, p. 373, § 129). Dass solches zunächst durch die von den sensorischen Processen ausgehende, directive Wirkung verursacht wird, tritt uns am anschaulichsten dann entgegen, wenn die Perceptions- und Actionszone räumlich getrennt liegen (II, § 128). Warum durch den dorsiventralen Bau weitere Complicationen geschaffen und warum unter diesen Umständen Krümmungsbewegungen häufig auch durch diffuse Reize verursacht werden, ist bereits an anderer Stelle allgemein besprochen worden (II, § 108 etc.).

---

1) Es ist natürlich auch möglich, dass sich gleichzeitig zwei tropistische Perceptionen abspielen, ohne dass dieses nachweisbar ist. Ferner haben wir II, § 88 gesehen, dass bei dorsiventralen Ranken auch der Oberseite eine ähnliche Sensibilität zukommt, wie der Unterseite, obgleich nur durch die Berührung der letzteren eine Krümmungsbewegung ausgelöst werden kann. Durch diese und andere Complicationen wird indess in principieller Hinsicht an dem Gesagten nichts geändert.

Wie schon früher (II, p. 557) bemerkt wurde, ist es nicht gerechtfertigt, mit de Vries und Sachs zu fordern, dass (auch bei radiären Organen) die durch einen einzelnen Reizanstoss veranlasste plagiotrope Orientirungsbewegung stets aus dem Antagonismus verschiedenartiger Bewegungsbestrebungen resultirt. Denn es ist nicht einzusehen, warum durch den directiven Einfluss einer einzelnen tropistischen Perception nicht ebensogut eine plagiotrope wie eine parallelotrope Gleichgewichtslage erzielbar sein soll (vgl. II, § 107, 109). Auch nöthigt der (autogene oder aitiogene) Uebergang von einer positiv in eine negativ gerichtete Orientirungsreaction nicht zu der Annahme, dass sich in der Zelle (bezw. in dem Gewebe) positiv und negativ reagirende Elemente (bezw. Zellen) vereint finden[1]. Sofern aber die Gleichgewichtslage aus zwei differenten Reizungen resultirt, so können diese sensorischen Erregungen sehr wohl derart zu einem einheitlichen motorischen Impulse zusammengefasst werden, dass nicht zwei besondere Bewegungsreactionen, sondern nur ein einheitliches Bewegungsstreben ausgelöst wird (II, p. 361, 555). Jedoch ist es auch dann erlaubt, in dem früher (II, p. 362) gekennzeichneten Sinne die Gleichgewichtslage als Resultante aus dem Zusammengreifen der entgegengesetzt oder gleichsinnig gerichteten Reizreactionen anzusprechen. In dem Obigen ist auch schon ausgesprochen, dass die Aenderung der tropistischen Gleichgewichtslage mit der Reizintensität durch das Zusammenwirken von zwei besonderen tropistischen Reizungen zu Stande kommen kann, aber nicht zu Stande kommen muss. Das gilt unter anderm auch für die plagiogeotropen Seitenwurzeln und die diageotropen Rhizome, deren geotropische Gleichgewichtslage Czapek[2]) jetzt als den Erfolg einer einzelnen tropistischen Reizung ansieht, während er dieselbe früher[3]) aus dem Zusammenwirken von positivem und transversalem Geotropismus zu erklären suchte.

Die Rücksichtnahme auf unser Auge oder auf andere hoch differenzirte Sinnesorgane zeigt am besten, dass mit der wichtigen und unerlässlichen Präcisirung und Localisirung des Perceptionsortes (II, § 118) noch keine Aufklärung der perceptorischen und sensorischen Processe gewonnen ist. Ebenso ist es klar, dass die realen Kenntnisse nicht erweitert werden, wenn man unser Auge, oder bei den Pflanzen die den Lichtreiz percipirenden Theile, als photisches Reizfeld, die die Schwerkraft percipirenden Partieen als geotropisches Reizfeld etc. bezeichnet. Denn wenn man von einem terminalen oder von einem einseitigen (dorsiventralen) etc. Reizfeld spricht, das für den Zustand der stabilen oder labilen Gleichgewichtslage senkrecht, parallel u. s. w. zu der Angriffsrichtung des Tropisticums orientirt ist, so werden damit die empirischen Erfahrungen nur in ein etwas anderes Gewand gekleidet.

Unsere theoretischen Vorstellungen werden aber damit nicht besser begründet, dass man unter bestimmten Voraussetzungen in der einzelnen Zelle oder in

---

1) Eine solche Annahme findet sich bei Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 21. Vgl. hierzu auch Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877. p. 211.

2) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 248.

3) Czapek, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 1237. Vgl. Noll, Sinnesleben d. Pflanzen 1896, p. 86 (Separat. a. Bericht. d. Senkenberg. Naturforschend. Gesellsch. in Frankfurt). — Czapek stützt sich besonders auf das II, p. 632 besprochene, ungleiche Verhalten bei aufwärts und abwärts gerichteter Ablenkung aus der Gleichgewichtslage, ferner auf die Steigerung der positiv geotropischen Bewegung bei Zunahme der Centrifugalwirkung (II, p. 625). Dieses Verhalten kann natürlich nicht mit Sachs als die Folge eines schwächeren Geotropismus gedeutet werden, da die Seitenwurzeln nach einer abwärts gerichteten Ableitung selbstthätig in die plagiogeotrope Gleichgewichtslage zurückkehren (II, p. 563, 597, 634).

einem Gewebe eine Situation des Reizfeldes oder der Reizfelder construirt, die mit den realen Reactionen verträglich erscheint. Bei einem solchen Verfahren geht Noll [1]) von der unzulässigen Voraussetzung aus, dass die tropistische Gleichgewichtslage (bezw. die tropistische Reaction) schlechthin durch die Orientirung des supponirten Reizfeldes gegenüber der Angriffsrichtung der Schwerkraft, des Lichtes u. s. w. bestimmt sei. Thatsächlich belehrt uns aber doch ein Mensch, der durch die steigende Lichtintensität veranlasst wird, seinen Körper so zu drehen, dass das Auge von der Lichtquelle weggewendet wird, dass ohne eine Veränderung der Qualität und der morphologischen Lage des Auges (also des Reizfeldes) verschiedene Orientirungsbewegungen (Gleichgewichtslagen) ausgelöst werden können. Ebenso wie bei dem Menschen handelt es sich auch bei den tropistischen Reactionen der Pflanze (ohne psychische Mitte) um eine complexe Resultante. Nach den mitgetheilten Erfahrungen und Erörterungen kann es aber nicht zweifelhaft sein, dass eine Modification der Reaction und der Gleichgewichtslage sowohl ohne, als auch mit einer Veränderung der Constellation im perceptorischen Apparat (im Reizfeld) erzielbar ist, dass also die Orientirung nicht nur durch eine bestimmte und unveränderliche Orientirung des Reizfeldes gegenüber der Angriffsrichtung des tropistischen Reizes bemessen wird (vgl. II, § 127).

Man könnte übrigens in verschiedener Weise Apparate construiren, die gegenüber dem einseitigen Angriff von Licht, Schwerkraft, Contact etc. eine bestimmte Gleichgewichtslage einnehmen, und in denen, nach der Ablenkung aus dieser, vermöge ihres selbstregulatorischen Waltens Bewegungen ausgelöst werden, durch welche die bestimmte Orientirung gegen das äussere Agens wieder hergestellt wird. So wichtig die Rücksichtnahme auf Mechanismen ist, um vitale Vorgänge begreiflich erscheinen zu lassen und unserm Verständniss näher zu rücken, so können doch die Vorgänge im Organismus immer nur durch besondere Studien ermittelt und nicht nach den speciellen Einrichtungen und Fähigkeiten eines bestimmten Mechanismus beurtheilt werden [2]).

§ 127. Fortsetzung.

Zur Ergänzung der allgemeinen Betrachtungen soll im Folgenden noch mitgetheilt werden, was bei den verschiedenen Orientirungsreizungen in Bezug auf die specifischen Reizbedingungen und Perceptionsprocesse bekannt ist.

Thigmotropismus. Die specifische Sensibilität, auf welcher die Contact- oder Kitzelreizbarkeit beruht, wurde früher (II, p. 422, 436, 588) charakterisirt. Bei dieser Gelegenheit ist auch hervorgehoben, dass die Reizperception unmittelbar an der berührten Stelle stattfinden muss, da empfindliche Ranken

1) Noll, Heterogene Induction 1892, p. 18. — [Vgl. auch Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 619.]

2) Es ist dieses zwar an anderen Stellen (Bd. I, p. 6, 11 etc.) wiederholt ausgesprochen, doch sei gegenüber dem Verfahren Noll's (l. c.) nochmals daran erinnert. Vgl. auch Pfeffer, Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 22. — Uebrigens würde man Apparate auch so construiren können, dass bei Zunahme der Reizintensität oder infolge des (diffusen) Einflusses anderer Agentien eine Aenderung der (tropistischen etc.) Gleichgewichtslage einträte. Vgl. auch II, p. 637.

schon auf sehr sanfte Berührungen reagiren, welche nicht einmal an der direct betroffenen Stelle eine merkliche Deformation der Epidermisaussenwand hervorrufen. Somit liegt hier ein sehr lehrreiches Beispiel für eine localisirte Perception vor, welche durch die Reizfortpflanzung und Reizverkettung verursacht, dass die gegenüberliegende Flanke eine relative Wachsthumsförderung erfährt, dass also eine positiv thigmotropische Krümmung eintritt. Ferner ist sehr beachtenswerth, dass bei allseitig gleicher (diffuser) Berührung die ansehnliche transitorische Wachsthumsbeschleunigung unterbleibt, die also nur durch eine Reizung ausgelöst wird, welche zugleich eine Krümmungsbewegung hervorruft (II, p. 430). Dieser Erfolg tritt aber nicht nur bei den physiologisch radiären, sondern auch bei den physiologisch dorsiventralen Ranken ein. Wenn also bei diesen eine Krümmungsreaction durch die Berührung der einen, aber nicht der gegenüberliegenden Flanke ausgelöst wird, so ist die letztere doch in anderer Weise gegen Contactreiz, und zwar wiederum nur gegen die Berührung mit einem festen Körper, empfindlich. Ob nun durch diese besondere Reizbarkeit die Activirung der motorischen Thätigkeit, oder die Perception des Krümmungsreizes in der antagonistischen Flanke, oder die sich anschliessenden sensorischen Prozesse ausgeschaltet werden, müssen fernere Untersuchungen aufklären.

Dass es sich bei **Rheotropismus, Traumatropismus, Hydrotropismus** um specifische Sensibilitäten handelt, wurde früher (II, p. 592) besprochen. Bei dieser Gelegenheit ist auch dargelegt, wie sich diese tropistischen Reizungen unterscheiden, und was in Bezug auf die specifischen Reizbedingungen und Perceptionsvorgänge bekannt ist.

Geotropismus. Offenbar wirken Schwerkraft und Centrifugalkraft (II, § 111) nur indirect auslösend, d. h. dadurch, dass durch die (einseitige) Massenbeschleunigung Druck- und Verlagerungsverhältnisse geschaffen werden, welche die physiologische Reizung verursachen (II, p. 635). Dass hierzu nicht der wechselseitige Druck von Zellen und Geweben nothwendig ist, beweisen die geotropisch reagirenden einzelligen Organe und Organismen (II, § 111, 147). Ob aber in der sensibeln Zelle die durch die Verlagerung von Inhaltsmassen bewirkte Störung, oder die einseitige Druckwirkung von festen oder flüssigen Inhaltsstoffen als tropistischer Reiz empfunden wird, ist noch nicht endgiltig entschieden. Da es aber sehr wohl möglich ist, dass nicht in allen Fällen dieselben Verhältnisse obwalten [1]), so kann man nicht behaupten, dass sich die Pflanzen in derselben Weise verhalten müssen, wie gewisse niedere Thiere, bei welchen die Wahrnehmung und Richtwirkung der Schwerkraft in bestimmten Sinnesorganen durch die Druckwirkung eines festen Körpers (Statolith, Otolith

---

1) Vgl. z. B. Bd. II, p. 841. — Da durch »Geotropismus« nur der tropistische Reizanstoss bezeichnet werden soll (II, p. 547), so bleibt diese Benennung zu Recht bestehen, gleichviel ob die physiologische Auslösung im näheren auf eine Contactreizung oder eine andersartige Reizung hinausläuft. (Vgl. hierzu Verworn, Allgemeine Physiologie 1901, III. Aufl., p. 467.) Wir würden demgemäss z. B. auch von »Magnetotropismus« reden, wenn in Folge der Anziehungswirkung eines Magneten eine tropistische Reizung dadurch ausgelöst würde, dass im Inneren eines Organismus Eisentheilchen oder andere magnetische Körper umgelagert würden.

vermittelt wird. Uebrigens wird auch bei einem Menschen, den man auf den Kopf stellt, eine Störung und hierdurch eine Reaction veranlasst, die auf die Wiedergewinnung einer besseren Lage hinzielt. Ebenso wie dem Menschen geht, soweit wir beurtheilen können, auch den Pflanzen ein directes Wahrnehmungsvermögen für die Schwerkraft ab.

Dem Grundgedanken, dass die geotropische Bewegung durch die Vertheilung von Stoffen nach Maassgabe ihres specifischen Gewichts verursacht werde, begegnen wir bereits bei Knight[1]) und Hofmeister[2]). Der erstere stellte die Hypothese auf, der negative Geotropismus komme dadurch zu Stande, dass die Senkung des schwereren Nahrungssaftes an dem horizontal gelegten Sprosse eine bessere Ernährung der Unterseite und dadurch ein schnelleres Wachsthum dieser bewirke. Auf diese Weise lässt auch Hofmeister den negativen Geotropismus zu Stande kommen, während die positiv geotropische Bewegung dadurch entstehen soll, dass die specifisch leichteren Nährstoffe aufsteigen und durch die einseitige Anhäufung eine Wachsthumsbeschleunigung der Oberseite bewirken. Kleiden wir diese mechanistischen Auffassungen in ein modernes Gewand[3]), lassen wir also die Stoffe nicht direct ernährend, sondern nur auslösend wirken, so gelangen wir zu den neuerdings von Berthold[4]), Noll[5]), Němec[6]) und Haberlandt[7]) aufgestellten Hypothesen, die darin übereinstimmen, dass sie den

1) Knight, Philosophic. Transactions 1806, Pt. I, p. 104. — Nach einem Citate bei Treviranus (Physiologie 1838, Bd. 2, p. 599) wurde eine ähnliche Ansicht schon früher von Astruc ausgesprochen. — Dass es sich auch bei dem positiven Geotropismus um eine active Krümmungsthätigkeit, also nicht um eine plastische Senkung der Wurzel durch ihr Eigengewicht, handelt, wie Knight und einige Andere annahmen, ist aus II, § 128 zu ersehen.

2) Hofmeister, Allgemeine Morpholog. 1868, p. 629. — Diesen Erklärungsversuchen schliessen sich auch die im wesentlichen auf die Beobachtungen an Niederschlagsmembranen basirten Theorien von Traube (Bot. Ztg. 1875, p. 67, vgl. Pfeffer, Osmot. Untersuch. 1877, p. 215) und Cisielski (Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. 2, Heft 2, p. 23) an, nach welchen hauptsächlich der durch das specifische Gewicht bewirkte Zug und die durch die begünstigte Ernährung bewirkte Verdickung der Membranen die Factoren sein sollen, aus welchen sich sowohl negativer als positiver Geotropismus erklären lassen. Ferner suchte Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1833, I. sér., Bd. 29, p. 413; Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 292) den positiven Geotropismus aus dem Zusammenwirken von endosmotischen Wirkungen, Spannungserscheinungen, Vertheilung der Nährstoffe nach dem specifischen Gewicht und den anatomischen Bauverhältnissen zu erklären. Dass sich aus letzteren die geotropische Fähigkeit nicht erkennen lässt, wurde von Mohl und von Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 178) dargethan. Uebrigens erkannte Dutrochet, dass Schwerkraft und Licht nur auslösend wirken. Vgl. diesen Bd. II, p. 368.

3) Vgl. Bd. II, p. 368. Ferner Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 147.

4) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 73.

5) Noll, Heterogene Induction 1892. In jüngerer Zeit sprach Noll (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 502) aus, dass die Empfangsvorrichtung möglicher Weise in einer Centrosphäre mit einem Centrosom zu suchen sei. [Noll, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 403.]

6) B. Němec, Ber. d. botan. Gesellsch. 1900, p. 241; 1901, p. 310; Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 80. [Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 339.]

7) Haberlandt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1900. p. 261; 1902, p. 189. [Jahrb. f. wiss. Botan. 1903, Bd. 38, p. 447.] — Eine zusammenfassende Darstellung bei Jost. Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 161. — Falls die Reizung in dieser Weise stattfindet, taucht die Frage auf, ob die Reizauslösung durch die sich senkenden Körper auf einer

tropistischen Reizanstoss durch die physikalische Senkung der specifisch schwereren Körper, bezw. durch den hierdurch erzielten Druck, zu Stande kommen lassen. Abgesehen davon, dass bei der Pflanze die einzelne Zelle das percipirende Sinnesorgan ist, stimmt diese Ansicht im Princip mit den Erfahrungen über die Gleichgewichtsregulirung bei gewissen Thieren überein[1]). Denn diese läuft im wesentlichen darauf hinaus, dass in einem differenzirten Sinnesorgan (Statocyste, Otocyste) ein freibeweglicher Körper (Statolith, Otolith), dem Zuge der Schwere folgend, einen Druck auf die sensibeln Theile ausübt, die derart abgestimmt sind, dass nur bei einer bestimmten Lage des Statolithen stabiles Gleichgewicht besteht, dass also eine jede Ablenkung des Statolithen eine Bewegungsthätigkeit veranlasst, die auf die Wiederherstellung der Gleichgewichtslage des Statolithen und somit des Organismus hinarbeitet.

Während Noll sich nicht bestimmt über die Natur der sich senkenden Körper äussert, soll nach Němec und Haberlandt die Auslösung gewöhnlich durch Stärkekörner bewirkt werden, welche natürlich nicht bei Pilzfäden und denjenigen Organen in Betracht kommen können, die trotz Fehlens der Stärke geotropisch reagiren. Bis dahin ist aber weder in Bezug auf die Stärke, noch in Bezug auf andere Körper völlig sichergestellt, dass wirklich die geotropische Reizung in der besagten Weise zu Stande kommt. Ein sicherer Beweis ergiebt sich natürlich nicht aus der Thatsache, dass sich nach Umkehrung der Zelle Stärke und andere Inhaltskörper mit genügender Schnelligkeit senken (II, § 147). Die übrigen Argumente, die Němec (l. c.) dafür beibringt, dass die geotropische Auslösung in der Wurzelspitze durch die Senkung der Stärkekörner verursacht wird, sind nicht eindeutig[2]). Da aber ein ca. 1,5 mm langer Spitzentheil der Wurzel reizbar ist (II, p. 604), so kann die Fähigkeit zur Perception des geotropischen Reizes in der Wurzel nicht, wie Němec will, auf die stärkeführende Columella der Wurzelhaube beschränkt sein.

Auch die Beobachtung Haberlandt's[3]), dass die Sprosse gewisser Pflanzen, nachdem sie bei längerem Verweilen in niedriger Temperatur stärkefrei geworden sind (I, p. 514, 618), nicht mehr geotropisch reagiren, ihr früheres geotropisches Reactionsvermögen (zugleich mit der Regeneration der Stärke) in günstiger Temperatur aber wiedergewinnen, spricht zwar für die Statolithenfunction der Stärke, ist indess nicht ohne weiteres beweisend[4]). Denn der

---

analogen Sensibilität beruht), wie sie bei den thigmotropischen Ranken etc. ausgebildet ist. Sowie man aber nicht wissen kann, ob in den sensibeln Zellen der Ranken die Senkung eines festen Körpers eine tropistische Auslösung erzielen würde, ebenso kann man auch nicht fordern, dass eine Zelle, die in der besagten Weise geotropisch gereizt wird, auch auf einen äusseren Contact reagiren muss.

1) Vgl. Noll, Das Sinnesleben d. Pflanzen 1896, p. 71; A. Bethe, Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 95; J. Steiner, Centralbl. f. Physiol. 1898, Bd. 12, p. 775; J. Laudenbach, Centralbl. f. Physiol. 1900, Bd. 13, p. 586; P. Ilyin, Centralbl. f. Physiol. 1901, Bd. 14, p. 361; (Haberlandt, l. c. 1902, p. 148) und die an diesen Stellen citirte Literatur. — Besonders anschaulich und beweisend sind die Versuche A. Kreidl's (Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1892, Bd. 101; 1893, Bd. 102), welche zeigen, dass sich gewisse Thiere gegenüber einem Magneten orientiren, wenn an Stelle der gewöhnlichen Otolithe winzige Stückchen von metallischem Eisen in die Ohrblase gebracht worden sind.

2) Jost, l. c.

3) Haberlandt, Ber. d. bot. Gesellsch. 1902, p. 193. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 447.)

4) Inwieweit die Gesammtheit der Bd. II, § 99 besprochenen Veränderungen der geotropischen Gleichgewichtslage bei Erniedrigung der Temperatur mit einem Schwinden

Erfolg könnte auch durch andere Processe bedingt sein, die sich gleichzeitig mit der auf andere Ziele und Zwecke berechneten Rückbildung und Wiederbildung der Stärke abspielten. Die Reizstimmung, und zwar nicht nur die geotropische, wird aber offenbar vielfach durch niedrige Temperatur beeinflusst (vgl. II, § 99), und es ist sehr wohl möglich, dass in gewissen Fällen die tropistischen (oder auch andere) Sensibilitäten durch die längere Einwirkung der niedrigen Temperatur derart alterirt werden, dass sie nach der Wiederherstellung günstiger Aussenbedingungen nur allmählich und später als die Wachsthumsthätigkeit (vgl. II, p. 280) wiederkehren.

Die Versuche Haberlandt's[1]), die zeigen, dass die geotropische Reactionsfähigkeit der Stengelknoten von Tradescantia virginica erst aufgehoben wird, wenn die Rinde, mit Einschluss der Stärkescheide (die Haberlandt als das geotropische Perceptionsorgan ansieht), entfernt ist, sind desshalb nicht eindeutig, weil der Erfolg auch auf einem durch die Resection verursachten Stimmungswechsel beruhen kann[2]). Andererseits wird die fragliche Reizwirkung der Stärkekörner nicht dadurch widerlegt, dass die geotropische Reaction schon durch eine schwache Centrifugalwirkung (II, p. 622) ausgelöst wird, die keine merkliche Verlagerung der Stärkekörner verursacht, da ein gewisser Druckunterschied auch ohne eine auffällige Verlagerung der Stärke hergestellt wird[3]).

Eine einseitige Anhäufung des Protoplasmas, in der man etwa den näheren Anstoss der geotropischen Reizung vermuthen könnte (vgl. II, p. 635), scheint durch die gewöhnliche Intensität der Schwerkraft nicht, oder doch nicht in allen Pflanzen, verursacht zu werden (vgl. II, § 153). Denn die Plasmaansammlung, die Němec[4]) nach der Ablenkung der Wurzel aus ihrer Gleichgewichtslage, an

---

von Stärke verknüpft ist, wurde noch nicht untersucht. Andererseits ist noch nicht geprüft, ob es auch stärkefreie Objecte giebt, deren geotropische Sensibilität durch die Erniedrigung der Temperatur modificirt wird. Auch ist noch zu entscheiden, ob durch den Aufenthalt in niedriger Temperatur auch die phototropische etc. Sensibilität beeinflusst wird. Uebrigens sind auch Modificationen der geotropischen Sensibilität durch Beleuchtung und andere Eingriffe bekannt (II, § 121, 122). — [Einige Einwände gegen Haberlandt's Versuche bei Noll, Bericht. d. bot. Gesellschaft 1902, p. 423; ferner bei Fr. Darwin (Proceedings of the Royal Society 1903, Bd. 71, p. 362), welcher fand, dass durch die niedrige Temperatur auch die heliotropische Reaction, jedoch in einem schwächeren Maasse als die geotropische, abgeschwächt wurde.

1) Haberlandt, Ber. d. botan. Gesellsch. 1900, p. 269.

2) Vgl. Bd. II, p. 606, 613, sowie § 129, wo das Zusammenwirken der verschiedenen Gewebeschichten behandelt ist. Siehe auch Jost, l. c., p. 174.

3) Vgl. Jost, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 176, sowie Haberlandt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 191. An diesen Stellen ist auch dargethan, dass sich aus der kurzen Präsentationszeit bei intermittirender Reizung kein Argument gegen die Němec-Haberlandt'sche Hypothese ergiebt. — Natürlich würde bei Ausbildung einer geeigneten Fähigkeit auch der Aufstieg von Luftbläschen, überhaupt der Auftrieb specifisch leichterer Körper, in gleichem Sinne auslösend wirken können, wie die Senkung schwerer Körper. [Ueber den Einfluss von Stössen und Erschütterungen auf die Verlagerung der Stärke und auf die geotropische Auslösung vgl. Haberlandt, l. c. 1903, p. 489; Darwin, l. c. 1903, p. 366.]

4) Němec, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 147; vgl. Jost, l. c. p. 177. — Ueber das Auftreten gewisser Körperchen an der Spitze der Rhizoiden von Chara vgl. Giesenhagen, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1901, p. 227; Jost, l. c. p. 173. [Němec, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 351.]

Stelle der von ihrem normalen Platze verschobenen Stärkekörner, auftreten sah. scheint mit dieser Stärkeverlagerung zusammenzuhängen.

Ferner ist zwar nicht unmöglich, aber nicht erwiesen, dass die geotropische Reizung durch den Unterschied des hydrostatischen Druckes ausgelöst wird, der z. B. an der Unterseite eines horizontal gelegten, einzelligen oder vielzelligen Organes (abgesehen von dem osmotischen Druck) um den Druck einer Wassersäule von der Höhe des Querschnittes des Organes vermehrt ist[1]). Auch ist noch fraglich, ob, wie P. Jensen[2]) annimmt, die geotactische Reizung frei schwimmender niederer Organismen darauf beruht, dass diese durch den mit der Höhe der Wassersäule abnehmenden Druck, also durch den Druckunterschied, veranlasst werden, eine bestimmte Orientirung zur Lothlinie anzunehmen.

Da in dem zu einer organischen Einheit verknüpften Gewebecomplex die einzelnen Zellen dem Ganzen untergeordnet sind und sein müssen (vgl. Bd. II, Kap. VII, so können auch in der geotropischen (ebenso in der heliotropischen etc.) Reaction nicht schlechthin die potentiellen (sensorischen und motorischen) Fähigkeiten der einzelnen Zellen zum Ausdruck kommen. Wenn somit in einem complexen. radiären Organe die Zuwachsbewegung in der convex werdenden Flanke beschleunigt, in der concav werdenden verlangsamt wird, in einer Mittellamelle aber unverändert bleibt (II, § 129), so folgt daraus durchaus nicht, wie es Noll[3]) will, dass den percipirenden Zellen eine derartige Vertheilung der Sensibilität (eine derartige Orientirung des Reizfeldes) zukommt, dass z. B. in den Zellen der Mittellamelle keine geotropische Reizung stattfindet. Thatsächlich wird doch auch in einem physiologisch radiären, einzelligen Organe durch die geotropische Reizung eine ähnliche Veränderung der Zuwachsbewegung veranlasst, und ohne Frage würde sich ebenso ein Gewebecomplex verhalten, der durch die Vereinigung solcher radiärer Zellen zu einer organischen Einheit gebildet wäre[4]). Uebrigens demonstrirt die tropistische Krümmung, die eine radiäre

---

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 149. — An diesem Orte ist auch (p. 146) dargethan, dass durch diesen geringen Druckunterschied das Wachsthum nicht rein mechanisch gefördert werden kann, wie es Sachs vermuthungsweise aussprach. — Aus diesen Stellen, sowie aus den Bemerkungen in der I. Aufl. der Physiologie, Bd. II. p. 331 ist zu ersehen, dass ich die geotropische Auslösung durch Druckwirkungen in der Zelle stets für möglich gehalten habe. Ich habe auch nicht (Die Reizbarkeit d. Pflanzen 1893, p. 24) die Noll'sche Druckhypothese abgewiesen, wie Jost (l. c. p. 326, 330) angiebt, sondern nur allgemein die Unzulänglichkeit von Noll's Interpretationen betont. [Die Existenz eines hohen osmotischen Druckes in den Zellen ist nicht, wie Noll (Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 425) meint, ein Hinderniss. dass eine Druckdifferenz als Reiz wirkt.]

2) P. Jensen, Botan. Centralbl. 1893, Bd. 56, p. 21. Vgl. II, § 147.

3) Noll, Heterogene Induction 1892, p. 31. Vgl. auch Jost, l. c. p. 169. — Ein gleichsinniges Krümmungsstreben der einzelnen Zellen kann ohne eine gleichzeitige, entsprechende Wachsthumsdifferenz auf der concaven und convexen Seite keine Krümmung erzielen. Bd. II, p. 378. [Haberlandt, l. c. 1903, p. 470; Němec, l. c. 1902. p. 359.]

4) Es ist also nicht zulässig, wie es, ausser von Noll, auch von Němec und Haberlandt geschah, aus der realisirten Reaction eines Complexes auf die reale Vertheilung der Sensibilität in den einzelnen Zellen (bezw. an den Längswänden. Radialwänden etc.) zu schliessen. — Ebenso hat man keinen Grund anzunehmen. dass z. B. die einzelnen Zellen von Pandorina eine differente Anordnung der Sensibilität (des Reizfeldes) besitzen, weil sie bei der phototactischen Einstellung der Colonie verschieden gegen die Lichtrichtung orientirt sind (vgl. II, § 145). — Bei plagiotroper Lage sammeln sich natürlich die sich nach physikalischen Gesetzen senkenden Stärkekörner in den Ecken der Zellen an. Aus diesem Verhalten kann man aber

Ranke bei einer localen Contactreizung ausführt, dass die entsprechende Wachsthumsregulation durch die Reizverkettung, also ohne die directe tropistische Reizung der übrigen betheiligten Zellen erzielbar ist (II, § 88, p. 640). Das regulatorische Walten im Organismus ist aber ein sehr verwickeltes Problem (II, Kap. VII), und desshalb ist nicht anzunehmen, dass die tropistische Regulation allein durch die Druck- und Zugwirkungen erzielt wird, welche die Zellen vermöge ihres Gewichtes, ihrer Verkettung etc aufeinander ausüben [1]).

Wie ein jedes vitale Geschehen, so sind ohne Frage nicht nur die motorischen (II, § 129), sondern auch die sensorischen Vorgänge in irgend einer Weise mit chemischen Umsetzungen verknüpft, deren Berücksichtigung und Aufklärung unerlässlich ist, um eine nähere Einsicht in die geotropischen und andere tropistischen Reactionen zu gewinnen. Ein erster Schritt in diesen Bestrebungen ist von Czapek [2]) gethan, der erkannte, dass die tropistische Reizung (quantitative) chemische Veränderungen hervorruft, die sich schon vor dem Beginn der Reaction einstellen und aller Wahrscheinlichkeit nach in einer directen oder doch mindestens in einer indirecten Beziehung zu den ausgelösten sensorischen Processen stehen.

Zunächst constatirte Czapek, dass sich bei der geotropischen Krümmung der Wurzel schon vor dem Beginn der Krümmung ein chemischer Process vollzieht, der durch die Zunahme der Reductionswirkung auf alkalische Silberlösung, sowie durch die Verminderung der Oxydationswirkung auf leicht oxydable Reagentien (Guajac etc.) bemerklich wird. Diese Veränderung, die sich von der den geotropischen Reiz percipirenden Wurzelspitze (II, p. 604) bis in die Streckungszone ausbreitet, erreicht etwa bei Beginn der Krümmungsthätigkeit den Maximalwerth und nimmt dann allmählich ab, so dass ungefähr bei Vollendung der Krümmungsbewegung der Ausgangszustand wiederum hergestellt ist.

Aus seinen späteren Studien glaubt dann Czapek folgern zu können, dass die Silberreduction durch Homogentisinsäure bedingt sei, die im wesentlichen durch die Oxydation von Tyrosin zu entstehen scheine. Die Hemmung der Weiteroxydation der Homogentisinsäure durch die Formation einer Antioxydase [3]) wird aber als Grund dafür angesehen, dass die geotropische Reizung eine Zunahme der silberreducirenden Substanz hervorruft.

---

sachgemäss nicht schlechthin, wie es Němec (Bericht. der botan. Gesellsch. 1901, p. 310) thut, die plagiotrope Lage erklären.

1) Die diesbezüglichen Erörterungen von Czapek (Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 236; Bericht. der botan. Gesellsch. 1901, p. [123]) sind von dem Bestreben geleitet, die Ursachen der nöthigen Regulation bei der geotropischen Krümmung eines Gewebecomplexes verständlich zu machen. Es ist das bei der Abweisung dieser Auffassungen zumeist nicht in genügender Weise berücksichtigt worden. Vgl. Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 465; Jost, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 32, p. 165.

2) Das im Text Mitgetheilte stützt sich auf Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 208; Bericht. d. botan. Gesellsch. 1901, p. (122), sowie auf weitere Erfahrungen, die mir von Czapek brieflich und mündlich mitgetheilt, und die inzwischen in den Berichten d. botan. Gesellsch. 1902, p. 454, 464; 1903, p. 229, 243 publicirt wurden. — Vgl. auch Noll, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 485. — Ueber die Frage, ob die Athmungsthätigkeit bei der geotropischen Reizung gesteigert wird, siehe Bd. II, p. 618 und § 130.

3) [Ueber Antifermente vgl. Czapek, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1903, p. 229.]

Das angegebene Resultat wurde nicht nur bei der geotropischen Reizung der Wurzel und einiger anderer Objecte, sondern auch bei der hydrotropischen Reizung der Wurzel, sowie bei der heliotropischen Reizung der Keimstengel einiger Pflanzen erhalten. Der Umstand, dass die Zunahme der Silberreduction nicht durch diffuse Beleuchtung, sowie nicht durch die tropistische Wirkung der Schwerkraft auf die ihrer Spitze ($1\frac{1}{2}$ mm) beraubte Wurzel hervorgerufen wird, zeigt, dass die fraglichen Processe irgendwie durch die tropistische Auslösung veranlasst werden. Dass dieser Erfolg bei allen Pflanzen und bei allen Reizungen identisch ausfällt, ist natürlich nicht nöthig. Falls aber derartige Veränderungen nachweislich von der tropistischen Reizung abhängig sind, so können sie als ein Indicium für diese auch dann dienen, wenn eine Bewegungsreaction desshalb nicht eintritt, weil das Organ nicht mehr bewegungsfähig ist, oder weil der Auslösungsprocess nicht bis zur Erregung der motorischen Thätigkeit fortschreitet[1]). Wenn aber, wie es Czapek in Bezug auf die geotropische Reizung der Wurzel fand, die Silberreduction in gleicher Weise in der convex und in der concav werdenden Hälfte zunimmt, so ist das zwar kein Beweis gegen den Zusammenhang mit der tropistischen Reizung, es lässt dieses aber vermuthen, dass die inäquale Wachsthumsbethätigung der antagonistischen Gewebe zunächst von anderen Vorgängen abhängt. Wie dem aber sei, jedenfalls wird die Erfahrung, dass die fragliche chemische Veränderung aus einer Anzahl einzelner Factoren resultirt, es ermöglichen, diese Factoren und damit gewisse Glieder des tropistischen Auslösungsprocesses näher zu bestimmen.

Phototropismus. Die auf einer Unterschiedsempfindung beruhende phototropische (und phototactische) Reizung erfordert zwar zunächst eine Lichtdifferenz (II, p. 630), indess hängt die Reizwirkung schon desshalb auch von der Lichtrichtung (dem Lichteinfall) ab, weil offenbar nur das in die Zelle oder in den Gewebecomplex eindringende Licht auslösend wirkt. Folglich muss, ebenso wie bei unserem Auge, der Reizeffect desselben Strahlenbündels (derselben Lichtintensität) verringert werden, wenn durch die Verkleinerung des Einfallwinkels mehr und mehr der Zutritt des Lichtes zu den sensibeln Theilen vermindert wird. Aus derartigen Beziehungen ist aber nicht ohne weiteres zu ersehen, ob die tropistische Reizung schlechthin durch die Lichtdifferenz (den Lichtabfall) oder durch die Lichtrichtung bewirkt wird, d. h. dadurch, dass die Lichtstrahlen das percipirende Organ unter einem bestimmten Winkel treffen und durchdringen. Eine sichere Entscheidung ist durch die bisherigen Untersuchungen nicht herbeigeführt. Wenn man bei dem Thermotropismus (II, § 114) nicht daran zweifeln wird, dass die Temperaturdifferenz (der Temperaturabfall) als Reiz wirkt, so kann man desshalb nicht fordern, dass die phototropische (und phototactische) Reizung in allen Fällen durch die Lichtdifferenz (den Lichtabfall) ausgeübt wird. Uebrigens spielt bei der Contactreizung (II, p. 436, 639) die Angriffsrichtung nur insofern eine Rolle, als sich die auslösende Deformation mit dem Angriffswinkel ändert. Ferner wird bei den chemotropischen (und chemotactischen) und osmotropischen (osmotactischen) Reizen offenbar nicht die Diffusionsrichtung, sondern die durch die Diffusionsbewegung erzielte und unterhaltene ungleiche Vertheilung des Stoffes als Reiz

1) Ein schönes Beispiel dafür, dass der tropistische Reiz percipirt wird, aber nicht zur Auslösung der motorischen Thätigkeit führt, bietet das Bd. II, § 88 besprochene Verhalten der Oberseite dorsiventraler Ranken gegenüber Contactreizen.

empfunden (II, § 154). In dieser Weise, d. h. durch die Herstellung einer bestimmten Vertheilung der chemischen Stoffe, dürfte auch die Orientirung gewisser Organismen zur Richtung des galvanischen Stromes zu Stande kommen. Auch wirkt die Richtung der Schwerkraft offenbar nur indirect, und zwar vielleicht dadurch orientirend, dass der Druck der sich senkenden Körper die Auslösung hervorruft (II, p. 640).

Bei Sachs[1]) und bei H. Müller[2]), welche die Lichtstrahlen vermöge der Richtung wirken lassen, werden eigentliche Beweise für diese Ansicht und ebenso eine genügende Zergliederung und Präcisirung des Problems vermisst[3]). Andererseits wird durch die Argumente Darwin's[4]), Wiesner's[5]), Oltmanns[6]) u. A. nicht erwiesen, dass nur die Helligkeitsdifferenz als Reiz empfunden wird. Insbesondere entsprechen die Erfolge, welche bei Anwendung eines mit Huminsäurelösung[7]) oder mit Tusche und Glyceringelatine[8]) gefüllten, spitzwinkligen Prismas erhalten werden, durchaus dem, was man unter allen Umständen erwarten muss. Denn wenn man nach der parallelophototropen Einstellung zwischen Lichtquelle und Pflanze ein solches Prisma einschaltet und dadurch bewirkt, dass nunmehr in dem Strahlenbüschel die Helligkeit (die Lichtintensität) senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung des Lichtes abnimmt, so genügt, wie leicht einzusehen ist, eine geringe Krümmungsbewegung, um wiederum die Gleichgewichtslage herzustellen, um also zu erzielen, dass die Flanken (bezw. die symmetrischen Punkte der sensibeln Spitze) die gleiche Reizwirkung des Lichtes erfahren[9]). Lässt man aber ein solches Strahlenbüschel in einem schiefen Winkel gegen die Pflanze wirken, so erfolgt natürlich eine phototropische Bewegung auch dann, wenn das Prisma so aufgestellt ist, dass sich die Pflanze nach den minder hellen Regionen des Strahlenbüschels bewegen muss. Das geschieht unter diesen Versuchsbedingungen auch bei locomotorischen Organismen, deren Bewegungsrichtung ja durch die phototropische Einstellung der Körperachse bedingt ist[10]). Uebrigens tritt eine resultirende Bewegung nach dem schwächeren Lichte auch dann ein, wenn die Strahlen einer viel schwächeren Lichtquelle so gegen die Pflanze gerichtet werden,

1) J. Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 487.

2) H. Müller, Flora 1876, p. 92.

3) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchung. 1877, p. 213, ferner die I. Aufl. dieses Werkes, Bd. II, p. 331, und Unters. a. d. bot. Instit. zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 478.

4) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 398.

5) Wiesner, Botan. Zeitung 1880, p. 456.

6) F. Oltmanns, Flora 1892, p. 183.

7) Vgl. Strasburger, Wirkung d. Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 35.

8) F. Oltmanns, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, p. 416; Flora 1892, p. 183.

9) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. I. Aufl. 1881, Bd. 2, p. 373; F. Elfving, Die photometr. Bewegungen d. Pflanzen 1901 (Sep. Öfvertryck af Finska Vet. Soc. Förhandlingar Bd. 43).

10) Strasburger (l. c.) experimentirte in solcher Weise mit Schwärmzellen, Oltmanns (l. c.) mit freibeweglichen und mit festgewurzelten Pflanzen. Ein entsprechendes Resultat erhält man auch mit den auf einer Unterlage fortkriechenden Organismen, welche durch ein schiefwinklig auftreffendes Strahlenbündel phototactisch gereizt werden. — Die oben aufgeworfene Frage wird auch nicht durch die Experimente mit niederen animalischen Organismen entschieden, welche ebenfalls zeigen, dass die phototactische Schwimm- oder Kriechbewegung unter Umständen in ein minder intensives Licht führt. Vgl. über diese Versuche W. A. Nagel, Botan. Ztg. 1901, II. Abth., p. 289, und die an dieser Stelle citirte Literatur.

dass sie diese und die bisher allein wirksamen Strahlen senkrecht treffen. Ferner ist einleuchtend, dass nach dem Ueberstreichen einer Flanke mit Tusche (Darwin, l. c. p. 398) in einem (allseitig gleichen) diffusen Licht eine phototropische Bewegung eintritt, weil nunmehr an der überstrichenen Partie weniger Licht in das Innere gelangt (vgl. II, p. 357).

Eine Einsicht in den Perceptionsprocess, die eine Entscheidung der obigen Fragen gestatten könnte, steht uns nicht zu Gebote. Wir müssen es also dahin gestellt lassen, ob, wie es wohl möglich ist, das Licht zunächst eine chemische Reaction (vgl. II, p. 646), eine Veränderung der Oberflächenspannung [1]) oder irgend einen anderen Process veranlasst. Als nähere Ursache der phototropischen und phototactischen Reactionen ist auch bis dahin nicht eine Ansammlung oder Verlagerung im Protoplasma sichergestellt (II, p. 635). Die Vermuthungen, die heliotropische Krümmung sei die Folge davon, dass das Licht (direct) die Beweglichkeit des Protoplasmas herabsetze (Vines)[2]), oder die Dehnbarkeit der Zellhaut auf der beleuchteten Seite erhöhe (Wiesner)[3]), sind ohne Bedeutung. In historischer Hinsicht sei noch bemerkt, dass de Candolle[4]) die positiv heliotropische Krümmung durch das partielle Etiolement der Schattenseite zu Stande kommen lässt. Diese Ansicht wird schon dadurch widerlegt, dass auch nicht etiolirende Organe heliotropisch reagiren, dass ferner auch das Längenwachsthum negativ heliotropischer Organe im Dunkeln beschleunigt wird (II, p. 110), und dass, bei räumlicher Trennung der Perceptionszone, die phototropische Reaction ohne Beleuchtung der Actionszone eintritt (II, § 120). Beiläufig erwähnt sei noch die irrige Ansicht Wolkoff's[5]), nach welcher der negative Heliotropismus dadurch entsteht, dass durch die entsprechende Lichtbrechung und Lichtconcentration in dem Objecte die intensivste Beleuchtung auf die Schattenseite des Organes verlegt wird.

Es sei nochmals darauf hingewiesen, dass Phototropismus und Phototaxis Collectivbezeichnungen für die durch eine einseitige Beleuchtung erzielten Orientirungsbewegungen sind, die demgemäss in Bezug auf die mechanische Ausführung, die Reizvorgänge und die Reizbedingungen Verschiedenheiten bieten können und bieten[6]). Ausserdem ist auch schon betont, dass wir hier tonische, formative und andersartige Wirkungen der einseitigen oder allseitigen Beleuchtung nicht zu behandeln haben.

---

1) Natürlich könnte die Variation der Oberflächenspannung nur als auslösender Factor, nicht aber als directes mechanisches Betriebsmoment in Betracht kommen, wie das J. Loeb für die phototactischen etc. Bewegungen bei animalischen Organismen annimmt (Loeb, Einleitung in d. vergleichende Gehirnphysiologie 1899, p. 128; vgl. Nagel, Botan. Ztg. 1901, p. 294). — Es ist übrigens möglich, dass das Licht die Richtung physikalischer Gestaltungen beeinflusst, und neuerdings beobachtete G. Quincke (Annal. d. Physik 1902, IV. Folge, Bd. 7, p. 742) Wendungen gegen das Licht an den Fällungen, die kohlensaure Alkalien in Lösungen von Kalksalzen erzeugen.

2) Vines, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 145.

3) Wiesner, Heliotropische Erscheinungen im Pflanzenreiche 1880, II, p. 21; vgl. auch Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 113, und dieses Buch, Bd. II, p. 113.

4) A. P. de Candolle, Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1083.

5) Wolkoff bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 293. Siehe auch Sachs, Lehrbuch d. Botanik 1874, IV. Aufl., p. 810.

6) Vgl. Bd. II, p. 356, 547. Ich muss dahingestellt lassen, ob es fernerhin practisch sein wird, etwa die durch Lichtdifferenz und die durch Lichtrichtung erzielten phototropischen Reactionen mit besonderen Namen zu belegen. Für die durch Helligkeitsunterschiede verursachten Orientirungsbewegungen hat Yerkes (vgl. Nagel.

Chemotropismus [1]. Besteht auch kein Zweifel, dass die chemotropische (ebenso die osmotropische) Reizung nur insofern von der Diffusionsbewegung und Diffusionsrichtung abhängen, als durch diese die Concentrationsdifferenz (das Concentrationsgefälle) geschaffen wird (II, p. 646), so ist doch schon fraglich, ob eine chemotropische Auslösung nur durch das Eindringen des specifischen Reizstoffes erzielt werden kann [2]. Denn wenn uns dieses wahrscheinlich dünkt, so ist doch nicht unmöglich, dass schon bei dem Contact des Chemotropicums mit der Hautschicht eine (inäquale) Modification der Oberflächenspannung, eine chemische Action etc. und damit der erste Act der Perception erzielt wird. Die Realität einer solchen Auslösung wird aber nicht damit erwiesen, dass es auch gute Reizstoffe giebt, die anscheinend nicht (oder doch nur schwer) in den Protoplasten eindringen, da die empirische Impermeabilität das Eindringen geringer Stoffmengen nicht ausschliesst (vgl. Bd. I, § 16), die zur internen Reizung ausreichen können.

Andererseits folgt aus der nachweislichen Aufnahme des Reizstoffes nicht, dass das Eindringen in jedem Falle nothwendig ist. Wenn dieses aber zutrifft, so ist damit noch nicht entschieden, ob sich die Perception während oder nach der Aufnahme des Reizstoffes vollzieht, und welcher Art die auslösenden Wechselwirkungen sind. Vermuthlich werden hierbei ebensogut verschiedene Modalitäten obwalten, wie bei der autogenen Regulation, bei welcher z. B. die mannigfachen und somit auch die (formativen und motorischen) dirigirenden Reizwirkungen theilweise durch den Consum der Nährstoffe und die hierdurch erzielte Vertheilungsdifferenz, theilweise durch die localisirte Production und die Zufuhr besonderer Stoffe u. s. w. gewonnen werden dürften (II, § 51, 52 etc.). Uebrigens ist der Traumatropismus ein Beispiel einer aitiogenen Orientirungsbewegung, bei welcher durch den äusseren Eingriff, d. h. durch den hergestellten Defect, die Bedingungen für die interne directive Regulation geschaffen werden (II, p. 590).

Osmotropismus [3]. Da die maximale osmotische Leistung zu Stande kommt, wenn der gelöste Körper nicht eindringt (I, § 24), so ist unter solchen Umständen die höchste osmotische Reizwirkung zu erwarten. Ob aber im näheren die inäquale Vertheilung der Wasserentziehung, oder des osmotischen Druckes, oder der Oberflächenspannung, oder des Eintritts und Austritts von Wasser (also der Wasserbewegung durch die Zelle, Bd. I, p. 252) u. s. w. als tropistischer Reiz empfunden wird, ist noch nicht aufgeklärt. Ausserdem ist nicht ausge-

---

Bot. Ztg. 1901, Abth. 2, p. 291, 298) die Bezeichnung »Photopathie« vorgeschlagen. — Ueber Phobophototaxis siehe Bd. II, § 142; über Photokinese und Photometrie vgl. Bd. II, p. 78, 356, 361; über Unterschiedsempfindung II, p. 630.

1) Vgl. II, § 117, und in Bezug auf Chemotaxis § 149, 151. In den zuletzt genannten Paragraphen ist auch erörtert, dass die von verschiedenen Stoffen veranlassten Reizprocesse nicht in allen Fällen übereinstimmen müssen, und dass unter Umständen ein Stoff zwei differente chemotactische Reizwirkungen ausüben kann.

2) Näheres bei Pfeffer, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 650; 1884, Bd. 1, p. 475.

3) Unsere Erfahrungen über diese Reaction sind hauptsächlich an freibeweglichen Organismen gewonnen, deren Osmotaxis in diesem Bande II, § 149—151 behandelt wird.

schlossen, dass eine tropistische Reizung durch die inäquale Vertheilung eines leicht eindringenden Stoffes im Inneren hervorgerufen wird, eine Vertheilung, die ja so lange anhält, als in dem Aussenmedium das Concentrationsgefälle erhalten bleibt.

Allerdings spricht eine Reihe von Erfahrungen an locomotorischen Organismen dafür, dass die leicht eindringenden Stoffe eine geringere oder auch keine negativ osmotropische Reizwirkung ausüben. Jedoch ist noch nicht entschieden, ob diese Annahme richtig ist. Zudem ist es nicht nöthig, dass die Osmotaxis in allen Fällen durch dieselben Auslösungsbedingungen und Auslösungsprocesse hervorgerufen wird. Es ist also nicht ausgeschlossen, dass es auch Organismen giebt, die gerade durch die leicht eindringenden Körper osmotropisch gereizt werden.

Dass Osmotropismus und Hydrotropismus auf denselben näheren Reizbedingungen beruhen könnten, dass aber nach den bisherigen Erfahrungen den beiden Tropismen specifische Sensibilitäten zu Grunde zu liegen scheinen, wurde schon früher (II, p. 592) besprochen.

Dass die **galvanotropische Reizung** vermuthlich durch die chemische Wirkung des elektrischen Stromes vermittelt wird, soll erst bei Behandlung der galvanotactischen Bewegungen (II, § 154) gezeigt werden.

Abschnitt IV.

Die mechanische Ausführung der tropistischen Bewegungen.

§ 128. Allgemeines über den Verlauf und die Ausführung der Bewegungen.

Da die Krümmungsbewegungen zumeist durch die entsprechende Lenkung des Wachsthums ausgeführt werden, so pflegt mit der Wachsthumsthätigkeit die Befähigung zur Realisirung einer tropistischen Krümmung zu erlöschen[1]. Mit der Ausbildung von Gelenken, die zu Variationsbewegungen befähigt sind, werden aber tropistische Variationskrümmungen ermöglicht, und thatsächlich scheinen die Gelenke, welche Schlafbewegungen (II, § 97) vollbringen, auch geotropisch und heliotropisch zu reagiren[2].

Naturgemäss wird die Befähigung zu Nutationskrümmungen wiederherge-

---

1) Es wird hier die Kenntniss von Bd. II, § 78 vorausgesetzt.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 63. Ueber Marantaceengelenke vgl. Schwendener 1896, Gesammelte Abhandlungen Bd. II, p. 208, 210; Debski. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau, Juli 1895. — Für einzellige Organe sind heliotropische Variationskrümmungen nicht bekannt. — Ob in den Gelenken auch andere tropistische Sensibilitäten ausgebildet sind, ist nicht untersucht.

stellt, wenn das aus irgend einem Grund sistirte Wachsthum durch die autogene Regulation, durch besondere Aussenreize u. s. w. von neuem erweckt wird. So ist es zu verstehen, dass die Stengelknoten der Gramineen und einiger anderer Pflanzen, nachdem sie in der normalen Verticalstellung das Wachsthum eingestellt haben, durch Ueberführung in die Horizontallage zu einer negativ geotropischen Krümmung veranlasst werden[1]. (Fig. 72.) Denn dass es sich hierbei einmal um die Erweckung des Wachsthums und ferner um die Auslösung der geotropischen Krümmung handelt, ergiebt sich daraus, dass letztere unterbleibt, wenn die einseitige Wirkung der Schwerkraft am Klinostaten (II, § 111) eliminirt wird. Unter diesen Umständen wird aber die Wachsthumsthätigkeit ausgelöst[2] und damit zugleich ermöglicht, dass der Grasknoten am Klinostaten

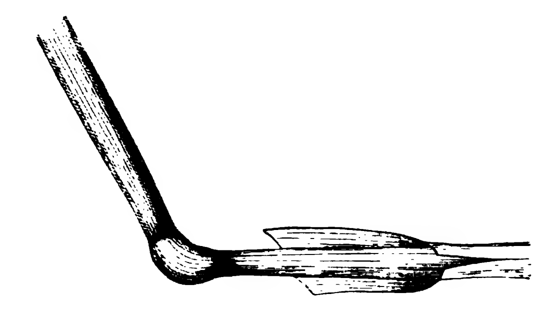


Fig. 72. Das gerade Halmstück von Triticum vulgare wurde mit dem unteren Ende, in horizontaler Lage, in feuchten Sand gesteckt. In 24 Stunden war dann die in der Figur dargestellte Krümmung im Knoten ausgeführt. Vgl. auch Bd. II, p. 14, Fig. 5.

bei einseitiger Beleuchtung eine positiv heliotropische Krümmung ausführt (Nach Versuchen im Leipziger Institut).

Aehnlich wie die Grasknoten verhalten sich nach Barth (l. c. p. 27) die Stengelknoten von Dianthus bannaticus, und nach Miehe[3]) reagiren auch die ausgewachsenen Stengelknoten von Tradescantia fluminensis etc. noch geotropisch. Bei den meisten Stengelknoten scheint indess die geotropische und heliotropische Reactionsfähigkeit mit dem (normalen) Stillstand des Wachsens verloren zu gehen. Ehe dieses geschehen ist, dürfte aber durch die tropistische Reizung häufig eine mehr oder minder ansehnliche Wachsthumsbeschleunigung hervorgerufen werden, die sich, und zwar in erheblichem Grade, auch bei der thigmotropischen Reizung solcher Rankenpartien einstellt, deren Wachsthum auf ein Minimum reducirt ist (II, § 88). Aehnliche Verhältnisse dürften öfters gefunden werden, z. B. bei manchen Blättern, die besonders da, wo gelenkartige Anschwellungen vorhanden sind, noch geotropisch und heliotropisch reagiren, wenn das Blatt seit

---

1) Lit. Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 204; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. 9, p. 473; Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 390; R. Barth, Die geotropische Wachsthumskrümmung d. Knoten 1894, p. 30. Vgl. diesen Bd. II, p. 631.

2) F. Elfving, Ueber das Verhalten d. Grasknoten am Klinostat 1884 (Sep. a. Öfversigt af finska vetenschaps societetens förhandligar); Barth, l. c. p. 33.

3) H. Miehe, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 532.

Wochen oder seit Monaten ausgewachsen zu sein scheint[1]). Mit der Zeit erlischt diese Reactionsfähigkeit in allen Organen, auch bei den Grasknoten, bei denen die durch Reize activirbare Wachsthumsfähigkeit nur verhältnissmässig lange erhalten bleibt. Uebrigens kann sich jedes Organ nur bis zu einem gewissen Grad verlängern, und so vermag sich z. B. auch der Grasknoten nur einmal oder zweimal geotropisch zu krümmen. Indess scheint bei Wiederholung des geotropischen Hin- und Herkrümmens eine ansehnlichere Zuwachsbewegung erzielt zu werden, als bei Eliminirung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft am Klinostaten.

In der Regel bleibt aber die tropistische Krümmungsthätigkeit auf die normalerweise wachsthumsthätige Region beschränkt[2]), und wird demgemäss, je nach der Ausdehnung dieser (II, § 3 u. 4), in einer längeren oder kürzeren Zone des vielzelligen oder einzelligen Organes ausgeführt. Jedoch ist nicht ausgeschlossen, dass sich die Krümmungsthätigkeit auch auf die angrenzende Region erstreckt, die in der stabilen Gleichgewichtslage ihr Wachsthum eingestellt hatte, wenn auch die Annahme Kohl's[3]), dass solches sehr gewöhnlich geschieht, durch die Versuche dieses Forschers nicht erwiesen wird. Uebrigens vermögen sogar ein- und mehrjährige Zweige von Aesculus, Tilia u. s. w., die völlig verholzt sind und ihr Längenwachsthum längst abgeschlossen haben, bei Ablenkung aus der Gleichgewichtslage mit der Zeit eine geotropische Krümmungsbewegung auszuführen[4]). Es wird dieses offenbar dadurch erzielt, dass die geotropische Reizung in dem Cambium und den jugendlichen Geweben ein entsprechendes Wachsthumsstreben erweckt, durch dessen Energie allmählich die Beugung der inactiven und verholzten Theile bewirkt wird.

Der tropistische Reactionserfolg ist natürlich immer von der perceptorischen, sensorischen und motorischen Excitation, sowie von der Actionsfähigkeit

---

1) M. Möbius, Festschrift f. Schwendener 1899, p. 40; P. Preuss, Die Beziehungen zwischen dem anatom. Bau und d. physiolog. Function d. Blattstiele und Gelenkpolster 1885. Vgl. auch A. B. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 50, u. II, § 132. Nach Preuss erwies sich ein 8 Monate altes Blatt von Codiaeum Wendlandi noch reactionsfähig.

2) Lit. Sachs, Flora 1873, p. 324; H. Müller, Flora 1876, p. 65; Wiesner, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 45; Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 152. Für Pilze u. Rhizoiden vgl. Haberlandt, Oesterr. bot. Zeitschr. 1889. p. 3 d. Sep.; Zacharias, Ber. d. bot. Gesellsch. 1890, Generalvers. p. (57); Flora 1891, p. 489; Oltmanns, Flora 1897, p. 9; Steyer, Reizkrümmungen bei Phycomyces 1901, p. 6, 25.

3) Kohl, Mechanik d. Reizkrümmungen 1894, p. 13. Vgl. die Kritik von Rothert, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 596. Es ist zu beachten, dass zur Erzielung einer Nutationskrümmung schon eine geringe Wachsthumsthätigkeit ausreicht.

4) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreiche 1884, II, p. 85; Frank, Lehrbuch d. Botanik 1892, Bd. 1, p. 470; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 363 Anmerk.; Jost, Bot. Ztg. 1901, p. 20; Baranetzky, Flora 1901, Ergzbd., p. 202, 213. [Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 796.] — Ueber Geoepitrophie und Geohypotrophie vgl. Bd. II, p. 125. — Die Angabe von Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 285, Botan. Zeit. 1869, p. 95), dass ausgewachsene Blattstiele von Hedera helix geotropisch reagiren, wird von Frank (Bot. Ztg. 1868, p. 614, bestritten. Ebenso dürfte zu prüfen sein, ob, wie Hofmeister (Pflanzenzelle 1867 p. 289) angiebt, die ausgewachsenen Blattstiele von Hedera und die ausgewachsenen Wurzeltheile von Ranunculus aquatilis zu heliotropischen Krümmungsbewegungen befähigt sind. — Ueber den Verlauf der Krümmung bei Fixirung der Spitze oder der Mitte eines Organes vgl. II, p. 605, 633.

abhängig (II, § 76, 78, 125 etc.)[1]). Demgemäss wird bei gleicher Excitation eine Nutationskrümmung im allgemeinen in den schnellst wachsenden Zonen früher beginnen, als in den älteren Partien, in welchen die Actionsfähigkeit mit der Verminderung und dem Erlöschen der Wachsthumsthätigkeit abnimmt und schwindet. Für den ferneren Verlauf und die endliche Gestaltung der tropistischen Nutationskrümmung kommen aber ausserdem verschiedene Factoren in Betracht. So die durch die Einkrümmung hervorgerufenen mechanischen Widerstände und Gegenreactionen (II, § 77, 78), die Lagenänderung und die hierdurch bewirkte Veränderung der Angriffsrichtung des Reizanstosses (II, § 125), sowie die Verschiebung der Wachsthums- und Actionsfähigkeit mit dem Verlauf der Entwickelungsperiode (II, § 2 u. 3). Ferner begünstigt die geringe Dicke eines

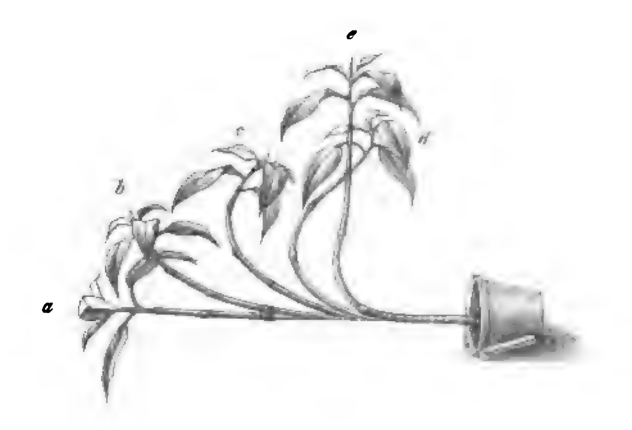


Fig. 73. Impatiens glanduligera hat bei seiner geotropischen Aufkrümmung die verschiedenen Phasen *a*—*e* durchlaufen. Nach photographischen Aufnahmen.

Organes die Schnelligkeit der Krümmung (II, p. 379), die weiter durch das Eigengewicht der Organe je nach Umständen gefördert oder verlangsamt wird.

Wir haben aber nicht auf Besonderheiten und Einzelheiten einzugehen und beschränken uns darauf, in den Hauptzügen den Verlauf einer negativ geotropischen Krümmungsbewegung zu kennzeichnen, durch welche ein horizontal gelegter radiärer Spross in die verticale Gleichgewichtslage geführt (Fig. 73) wird[2]). Die Vertheilung der Actionsfähigkeit bringt es mit sich, dass die Krümmung in der am schnellsten wachsenden Region beginnt, und dass der Krümmungsbogen nicht

1) In Folge der grösseren Actionsfähigkeit pflegen etiolirte Stengel etc. schneller geotropisch u.s.w. zu reagiren. Vgl. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 7; H. Müller, Flora 1876, p. 91; Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 417.

2) Vgl. z. B. Sachs, Flora 1873, p. 324; Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 453; Bd. III, Tafeln; H. Müller, Flora 1876, p. 88; Kohl, Mechanik d. Reizkrümmungen 1894, p. 11; Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 161, 210; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 338. — Ueber die kinematographische Darstellung dieser Bewegungen vgl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 711.

genau kreisförmig ausfällt. Mit dem Fortschreiten der Krümmung wird aber der sich erhebende Spitzentheil der Verticalen genähert und demgemäss mehr und mehr der Reizwirkung der Schwerkraft entzogen. Jedoch krümmt er sich über die Verticale hinaus, weil einmal die geotropische Induction in ihm nachwirkt (II, § 123), und weil ferner die unteren Zonen, welche noch gegen die Verticale geneigt sind, fortfahren sich geotropisch aufzurichten. Der über die Verticale gekrümmte Spitzentheil erfährt dann eine entgegengesetzt gerichtete geotropische Reizung, und so wird erreicht, dass eine rückgängige Bewegung eintritt, die den Spitzentheil direct oder nach einigen Oscillationen[1] gerade richtet. Auf diese Weise wird somit erzielt, dass schliesslich nur der basale Theil gekrümmt ist, in dem die Reaction verhältnissmässig spät begann und vielleicht nur langsam fortschritt.

Ebenso werden auch die in anderer Weise, z. B. die durch eine Torsion bewirkten Verschiebungen der Gleichgewichtslage wieder ausgeglichen. Wenn also, wie es oft zutrifft, nach der Umkehrung eines jugendlichen Blattes von Fraxinus, Robinia etc. die regulirende Orientirungstorsion zunächst im Spitzentheil des Blattes beginnt und allmählich nach der Basis fortschreitet, so wird der apicale Theil über die Ruhelage hinausgedreht und hierdurch eine ausgleichende Retorsion veranlasst[2]). Indem so die Torsion und die Retorsion basipetal die Blattspindel durchwandern, wird schliesslich nur im Basaltheil dieser eine Orientirungstorsion bestehen bleiben, wie z. B. leicht an den Blättern der Hängeesche zu sehen ist, die sich je um 180 Grad drehen müssen, um die normale Orientirung von Ober- und Unterseite zu gewinnen.

Aus dem Gesagten ergiebt sich ohne weiteres, dass aus der vollendeten Krümmung nicht zu ersehen ist, in welchem Grade die einzelnen Regionen bei der Krümmungsbewegung betheiligt waren. Beobachtet man indess den Beginn der tropistischen Krümmung, so zeigt sich, dass diese zumeist in der schnellst wachsenden Region ihren Anfang nimmt. Da aber, bei Zuleitung der Reizung von der geotropisch und heliotropisch sensibeln Spitze des Cotyledons von Avena etc. aus (II, § 120), die Excitation früher in den Geweben beginnt, welche an den perceptorisch thätigen Spitzentheil angrenzen, so ist es begreiflich, dass die Krümmung zunächst in diesen Geweben und erst ein wenig später in den etwas ferner liegenden, schnellst wachsenden Partieen bemerklich wird[3]). Ebenso beginnt bei einer geotropischen Reizung der Wurzel die Krümmung unterhalb des percipirenden Spitzentheils (II, p. 604)[4]). Jedoch hat die grössere Actionsfähigkeit der subapicalen Partieen zur Folge, dass sehr bald die stärkste Krümmung annähernd in der schnellst wachsenden Region zu finden ist. Es ist dieses auch aus Fig. 74 *B* zu ersehen, während Fig. 74 *C* zeigt, dass nach 8 Stunden die Hauptkrümmung bereits basalwärts gewandert, in der am ansehnlichsten verlängerten Zone 2—3 aber die geotropische Krümmung theilweise wieder ausgeglichen ist[5]).

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 366; ferner Baranetzky, Flora 1901, Ergzbd., p. 145, 159. Es ist übrigens begreiflich, dass eine solche Ueberkrümmung und Oscillation nicht in allen Fällen bemerklich wird.

2) Schwendener und Krabbe 1892 (Schwendener's gesammelte Abhandlungen Bd. II, p. 288). Aehnliches findet an Blüthenstielen statt. Vgl. II, § 131, 132.

3) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 400, 437; Rothert, l. c. p. 163, 211.

4) Vgl. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 361.

5) Näheres bei Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 440,

Nach den Beobachtungen von Sachs (l. c.), H. Müller (l. c.), Rothert (l. c.) werden ähnliche Verhältnisse bei den heliotropischen Krümmungen gefunden, bei welchen ebenfalls die ganze wachsthumsthätige Zone reactionsfähig zu sein [1]) pflegt. Insbesondere hat Rothert [2]) gezeigt, dass die Annahme Wiesner's [3]) nicht zutrifft, nach welcher der noch wachsende Basaltheil von Keimstengeln nicht heliotropisch reagiren, sondern nur eine mechanische Beugung durch die Last des sich krümmenden Theiles erfahren soll. Offenbar gilt das Gesagte in der Hauptsache auch für andere tropistische Krümmungen [4]), somit auch für den Thigmotropismus der Ranken (II, § 87).

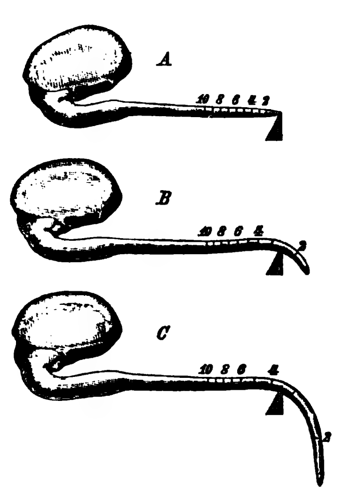


Fig. 74. Lupinus albus. Nachdem auf die Keimwurzel, in einem Abstand von 1 mm, äquidistante Marken aufgetragen waren, wurde dieselbe horizontal aufgestellt (*A*). Nach 3 Stunden waren die in Fig. *B*, nach 8 Stunden die in Fig. *C* dargestellten Veränderungen eingetreten. (Vgl. auch Bd. II, p. 9.)

Dass aber nicht in allen Fällen die ansehnlichste tropistische Reactionsfähigkeit mit der stärksten Zuwachsbewegung zusammenfällt, beweisen schon die Variationsbewegungen, sowie diejenigen Knoten u. s. w., die erst durch den tropistischen Reiz zur Wachsthumsthätigkeit angeregt werden (II, p. 651). Ausserdem hängt der Eintritt und die Ausgiebigkeit der Reaction stets auch von der tropistischen Sensibilität ab, die zuweilen zur Zeit des stärksten Streckungswachsthums nicht vorhanden ist oder doch in dieser Phase nicht den Maximalwerth erreicht (vgl. II, p. 609) [5]). Dieser dürfte z. B. bei den Knoten vielfach erst nach der Ueberschreitung des Hauptmaximums der grossen Periode (II, § 2) [6]) oder auch, wie bei den Knoten von Dianthus bannaticus (II, p. 651), erst nach Vollendung des normalen Wachsthums eintreten [7]). Ferner bringt es der Wechsel der Sensibilität mit sich, dass z. B. bei dem Stengel von Tropaeolum majus die positiv heliotropische Krümmung annähernd mit der Zone

454, 612; Cisielski, Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. 1, p. 4; N. J. C. Müller, Bot. Ztg. 1869, p. 390. Die obwaltenden Verhältnisse wurden zuerst richtig erkannt von Frank (Beiträge z. Pflanzenphysiologie 1868, p. 10), während Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 96) irriger Weise annahm, dass die Krümmung nicht in der sich am schnellsten verlängernden Zone stattfinde. Vgl. auch Bd. II, § 129.

1) Ueber das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus vgl. Bd. II, p. 618.

2) Rothert, Cohn's Beiträge z. Biologie 1896, Bd. 7, p. 141, 152.

3) Wiesner, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 45.

4) Ueber Traumatropismus vgl. J. B. Pollock, Botanic. Gazette 1900, Bd. 29, p. 17, 50; über Rheotropismus Juel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 34, p. 530.

5) Wir haben hier nur Fälle im Auge, in welchen Perception und Reaction zusammenfallen. Wie bei räumlicher Trennung beider die Reizleitung für den Beginn der Krümmung in Betracht kommt, wurde schon oben berichtet.

6) Nach R. Barth (Die geotropischen Wachsthumskrümmungen d. Knoten 1894, p. 19) und Kohl (Mechanik d. Reizkrümmungen 1894, p. 21) ist solches bei den Knoten von Tradescantia der Fall.

7) Aehnlich wie die Knoten von Dianthus bannaticus dürften sich diejenigen einiger Gramineen verhalten.

des schnellsten Streckungswachsthums zusammenfällt, die negativ heliotropische Krümmung aber in älteren (noch wachsenden) Partien des Stengels ausgeführt wird[1]). Wie sich aber bei manchen Organen die tropistische Sensibilität erst in einer gewissen Entwickelungsphase einstellt (II, p. 609), so wird jene, und damit die tropistische Reaction, voraussichtlich in gewissen Fällen vor Abschluss des Längenwachsthums schwinden. Dagegen spricht natürlich nicht, dass Sachs, H. Müller u. A. bei den von ihnen untersuchten Objecten die ganze wachsthumsthätige Region reactionsthätig fanden. Andererseits ist bereits (II, p. 652) erwähnt, dass sich unter Umständen ausgewachsene Partieen an der tropistischen Krümmung betheiligen mögen.

Finden sich an einem Stengel etc. verschiedene Zonen, die vorwiegend oder allein reactionsfähig sind, so tritt natürlich die tropistische Krümmung vorwiegend oder allein in diesen räumlich getrennten Zonen ein (vgl. II, § 3). Letzteres ist z. B. bei dem Halme der Gräser der Fall, bei dem zwei oder einige Knoten zusammenwirken müssen, um den horizontal gelegten Halm geotropisch aufzurichten, da hierzu die Krümmungsfähigkeit eines einzelnen Knotens in der Regel nicht ausreicht (vgl. Fig. 72, p. 651). Ebenso pflegt bei anderen Pflanzen, welche Bewegungsknoten besitzen, die geotropische Aufrichtung durch die alleinige oder vorwiegende Bethätigung der actionsfähigen Knoten erzielt zu werden[2]).

Reactionsschnelligkeit. — Wie in Bezug auf den Reactionsbeginn (II, p 622), so bestehen auch in Bezug auf den zeitlichen Verlauf und die Amplitude der Krümmungsbewegungen grosse Verschiedenheiten. Am schnellsten arbeiten, wie bereits früher (II, p. 622) erwähnt wurde, die Ranken, die schon in wenigen Minuten eine weitgehende thigmotropische Krümmung auszuführen vermögen. Dagegen bringt z. B. ein sehr reactions- und actionsfähiger dünnerer Stengel, im günstigen Falle, im Laufe von einer bis einigen Stunden die geotropische Aufrichtung zu Stande, während dieses Ziel bei minder reactionsfähigen und dickeren Stengeln zuweilen erst nach einigen Tagen erreicht wird[3]). Natürlich wird auch die tropistische Bewegung vom Beginn bis zu einem Maximum beschleunigt, um dann allmählich wieder abzunehmen. Dabei rückt die Spitze entweder gleich-

---

1) Vgl. Bd. II, p. 577. Da in anderen Fällen die negativ heliotropische Krümmung zunächst in der schnellst wachsenden Region anhält, so möchte H. Müller (Flora 1876, p. 70, 93) zwei Arten von negativem Heliotropismus unterscheiden, wozu nach dem II, p. 547 Gesagten kein Grund vorliegt.

2) Die bevorzugte geotropische Krümmungsfähigkeit der Stengelknoten von Mercurialis bemerkte schon Bonnet, Nutzen d. Blätter 1762, p. 68. Ueber das Verhalten der Knoten verschiedener Pflanzen vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. 9, p. 473; S. Rützow, Botan. Centralbl. 1882, Bd. 9, p. 81; Briquet, Monographie du Genre Galeopsis 1893, p. 60; R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen d. Knoten 1894; Kohl, Bot. Zeit. 1900, p. 1 (Tradescantia); M. Westermaier, Ueber gelenkartige Einrichtungen an Stammorganen 1901; H. Miehe, Jahrb. f. wiss. Botan. 1902, Bd. 37, p. 527 (Tradescantia). Ueber die heliotropische Empfindlichkeit einiger Knoten vgl. auch Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 32. — Ueber die Knoten d. Gramineen siehe diesen Bd. II, p. 651.

3) Vgl. Sachs, Flora 1873, p. 327; Darwin, Bewegungsvermögen 1881, p. 436. Weitere Angaben finden sich in der in Bd. II, § 110 etc. citirten Lit. — Ueber heliotropische Krümmungen siehe z. B. H. Müller, Flora 1876, p. 88, und Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 68 u. s. w. Auf die schnelle Reactionsfähigkeit von Variationsgelenken ist Bd. II, p. 622 hingewiesen. Verschiedene Mittheilungen über die Reactionsschnelligkeit bei anderen Tropismen sind in der Bd. II, § 110—118 u. s. w. citirten Literatur zu finden.

mässig oder ruckweise fort und beschreibt je nach Umständen entweder eine einfache oder eine verwickelte Raumcurve[1]).

Durch ein ausgelöstes Krümmungsstreben wird natürlich nur dann eine Krümmungsbewegung erzielt, wenn es die inneren und äusseren Widerstände erlauben. Die Steigerung der inneren Widerstände durch Verholzung u. s. w. hat demgemäss zur Folge, dass die actionsfähigen Gewebe nur eine geringe oder keine Krümmung ausführen. Ferner lässt sich durch die genügende Erhöhung des äusseren Widerstandes die Bewegung hemmen. Indem man mit geeigneten Apparaten den Gegendruck bestimmt, der zur Erzielung der Hemmung gerade ausreicht, gewinnt man ein Maass für die Energie, mit der die Krümmungsbewegung angestrebt wird[2]). Da die Nutationskrümmungen durch die entsprechende Vertheilung der Wachsthumsthätigkeit bewirkt werden (II, § 129), so ist es begreiflich, dass durch die Krümmungsthätigkeit, ebenso wie durch die (geradlinige) Wachsthumsthätigkeit (gleiches gilt für die Variationsbewegungen), eine sehr hohe Aussenleistung vollbracht werden kann. Das ist schon daraus zu ersehen, dass ein horizontal gelegter Spross bei der negativ geotropischen Erhebung das verhältnissmässig ansehnliche Eigengewicht zu heben, also ein hohes statisches Moment zu überwinden hat.

Zumeist muss das aus dem Eigengewicht entspringende statische Moment um das 4—30fache gesteigert werden, um die angestrebte Krümmung aufzuhalten[3]). Es wird also unter normalen Verhältnissen in zweckentsprechender Weise nur ein Theil der maximalen Leistungsfähigkeit in Anspruch genommen, und es ist desshalb verständlich, dass die Krümmungsschnelligkeit häufig nicht merklich vermindert wird, wenn das normale statische Moment um $^1/_4$ erhöht oder auf das Doppelte gebracht wird (Meischke, l. c. p. 364). Diese Verhältnisse sind übrigens bereits Bd. II, p. 145 in Bezug auf die Ueberwindung von Widerständen durch die Wachsthumsthätigkeit erörtert worden. Bei dieser Gelegenheit ist auch darauf hingewiesen, dass es sich in prinzipieller Hinsicht um ein ähnliches regulatorisches Walten handelt, wie bei einem Menschen, der durch eine geringe Last nicht verhindert wird, in der bisherigen Schnelligkeit bergauf zu gehen, während ihn eine grössere Last nöthigt, langsamer zu steigen, um die höhere Arbeitsleistung zu vollbringen.

Eine geotropische Hebung ist natürlich unmöglich, wenn der Spross etc. durch sein eigenes Gewicht herabgebogen wird[4]). Da aber mit der Länge des Organes das statische Moment zunimmt, so kann sich, wie es z. B. an dem überhängenden Spross der Windepflanzen zutrifft, eine mechanische Beugung an der Basis einstellen, während der apicale Theil sich geotropisch aufrichtet (II, § 84, 85). Unter solchen Umständen nimmt also der Spross

---

1) Ch. Darwin, l. c. p. 358, 434.

2) Vgl. II, p. 144, 378. — Ueber Dynamometer siehe Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 9; Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 251; dieses Buch, Bd. II, p. 146; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 345.

3) Meischke, l. c. p. 362.

4) Vgl. Bd. II, § 15, 16.

eine $\sim$ Form an, die bei genügender Steigerung der Centrifugalkraft auch bei Organen eintritt, die sich unter normalen Verhältnissen vollständig geotropisch aufrichten[1]).

Schon früher (II, p. 55) wurde auf das relativ hohe statische Moment hingewiesen, das horizontal liegende Organe zu tragen und bei der geotropischen Krümmung zu überwinden haben. Dieses statische Moment kann z. B. für die basale Wachsthumszone des Blüthenschaftes der Hyacinthe 6 Kilo, für den untersten Knoten eines abgeblühten Gerstenhalmes 5 Kilo, eines Maisstengels 130 Kilo betragen[2]). Weitere Zahlenwerthe finden sich bei Meischke (l. c.), bei dem, ausser der normalen Inanspruchnahme, auch die maximale Leistungsfähigkeit (bemessen durch den gegen eine unverrückbare Widerlage entwickelten Druck) angegeben ist. In den meisten Fällen ist nach Meischke die normale Inanspruchnahme derart, dass auch der basalen Bewegungszone die geotropische Aufkrümmung möglich ist. Das ist aber z. B. nicht der Fall bei dem untersten Halmknoten von Avena, der erst in Action zu treten vermag, wenn durch die Krümmungsthätigkeit der oberen Knoten eine gewisse Aufrichtung des Halmes und damit eine Verminderung des gegen den unteren Knoten wirkenden statischen Momentes erzielt ist (Meischke, l. c. p. 360). Uebrigens ist zu beachten, dass im allgemeinen mit der Einkrümmung die inneren Widerstände zunehmen, also die äussere Leistungsfähigkeit abnimmt, und dass bei den meisten Grashalmen die völlige Aufrichtung nur durch das Zusammenwirken einiger Knoten möglich ist.

Es ist begreiflich, dass z. B. die verhältnissmässig dünnen Frucht- bezw. Blüthenstiele durch das Gewicht des Apfels, der Blüthe von Galanthus, von Fuchsia etc.[3]) mechanisch herabgebogen werden, während bei Papaver (und in den meisten Fällen) der Blüthenstiel die ziemlich schwere Knospe zu tragen und desshalb sowohl eine positiv, wie eine negativ geotropische Bewegung auszuführen vermag (II, p. 564). Durch eine positiv geotropische Reizung wird auch die (active) Abwärtskrümmung der Wurzel erzielt (II, p. 563, 640), in welcher Knight[4]), Hofmeister[5]) und neuerdings Saposhnikow[6]) und Letellier[7]) nur den Erfolg einer (passiven) plastischen Beugung sehen wollen, die durch das Eigengewicht des Spitzentheils

---

1) Frank Schwarz, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 80. Vgl. auch dieses Buch, Bd. II, p. 123. — Ueber die $\sim$ Form vgl. auch Baranetzky, Flora 1901, Ergzsbd. p. 186.

2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 395; Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 337. — Ueber die geotropischen Leistungen in Variationsgelenken siehe Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 145.

3) Vgl. z. B. Vöchting, Die Bewegungen d. Blüthen u. Früchte 1882, p. 192. [Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 744.]

4) Knight, Philosophical Transactions 1806, I, p. 104. Auch Bazin scheint, nach den Angaben Duhamel's (Naturgesch. d. Bäume 1765, II, p. 109), eine ähnliche Erklärung wie Knight versucht zu haben.

5) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 102. Auch die ferneren Versuche Hofmeister's (Bot. Ztg. 1868, p. 273, u. 1869, p. 57) sind nicht geeignet, seine Theorie gegenüber den widerlegenden Thatsachen zu stützen. Wigand's Ansicht (Botan. Unters. 1854, p. 3), dass die Abwärtskrümmung der Wurzel durch die sackartige Erweiterung der nach unten gewandten Zellen zu Stande komme, ist, wie schon Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. III, p. 80) bemerkte, unhaltbar.

6) W. Saposhnikow, Botan. Jahrb. 1887, I, p. 225.

7) A. Letellier, Essai de statique végétale 1893.

bewirkt wird. Die Unhaltbarkeit dieser Auffassung ergiebt sich ohne weiteres daraus, dass die sich geotropisch krümmende Wurzel nach den Versuchen verschiedener Forscher[1]) gegen eine Widerlage einen Druck ausübt, der das Gewicht des Spitzentheils weit übertrifft. Ebenso wird die active Krümmungsthätigkeit dadurch erwiesen, dass die sich geotropisch krümmende Wurzel, unter Ueberwindung des Auftriebes, in das specifisch schwerere Quecksilber eindringt[2]).

Eine sehr hohe Druckwirkung kann freilich nicht erzielt werden, weil die wachsthumsthätige Partie der Wurzel vermöge ihrer plastischen Eigenschaften leicht ausbiegt[3]). Immerhin vermag die freie Keimwurzel von Vicia faba bei senkrechtem Auftreffen einen Druck von 13 g, bei schiefem Auftreffen einen Druck von 1,5—2,2 g zu entwickeln (Pfeffer, l. c.). Dass aber bei Verhinderung des Ausbiegens eine hohe Aussenleistung zu Stande kommt, ist schon früher (II, p. 145) mitgetheilt. Mittelst des in Fig. 22 (Bd. II, p. 146) abgebildeten Apparates (aber auch mittelst der von Johnson, Frank etc. angewandten Methoden) lässt sich der von der freien Wurzelspitze ausgeübte Druck ermitteln.

In welcher Weise die Bewegungsenergie und die hohe Aussenleistung gewonnen werden, ist früher erörtert[4]). Ebenso ist dargelegt, unter welchen Bedingungen Krümmungen zu Stande kommen, und dass durch die Ermittlung des Druckes, der zur Aequilibrirung der Krümmungsenergie nöthig ist, noch nicht diejenige Aussenleistung bestimmt ist, die in den activen Elementen entwickelt wird[5]). Denn einmal muss die Leistung dieser mit der Abnahme des activen Querschnitts, also mit der Zunahme passiver Elemente, zunehmen[6]), und ferner ist zur Aequilibrirung der Krümmungsenergie ein um so höheres statisches Moment nöthig, je mehr die activen Elemente der bewegungsthätigen Zone in die Peripherie gerückt sind, je länger also der Hebelarm ist, an dem sie angreifen (vgl. II, p. 378).

Da sich eine tropistische Reaction allmählich entwickelt, so kommt auch die maximale Druckleistung gegen eine unverrückbare Widerlage erst mit der Zeit zu Stande[7]). Wird dann die Widerlage beseitigt, so tritt durch den Ausgleich der elastischen Spannungen sogleich eine gewisse Krümmungsbewegung (Schnellbewegung) ein, die bei Variationsbewegungen ansehnlicher zu sein pflegt, als bei Nutationsbewegungen[8]). Denn bei diesen wird entweder durch die Plasticität der Gewebe (der Wandungen) (II, p. 72), oder durch die Hemmung und Regulirung der Wachsthumsthätigkeit das Zustandekommen einer hohen elastischen

---

1) Johnson, Linnaea 1830, Literaturberichte p. 148; Frank, Beiträge z. Pflanzenphysiologie 1868, p. 21, 35; N. J. C. Müller, Botan. Ztg. 1871, p. 719; Sachs, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 450; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 271; M. Wachtel, Botan. Centralbl. 1895, Bd. 63, p. 309; P. Meischke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 366.

2) Sachs, l. c. p. 431, 451, u. die an dieser Stelle citirte Lit.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 270; dieses Buch Bd. II, p. 64, 378.

4) Bd. II, § 35. Näheres bei Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893; Studien zur Energetik d. Pflanzen 1892.

5) Vgl. Bd. II, § 78, u. die an dieser Stelle citirte Literatur. Vgl. auch Bd. II, § 78, 91, 104.

6) Ueber active und passive Elemente vgl. Bd. II, § 129.

7) Vgl. auch Bd. II, § 35. Ueber die Arbeitsleistung beim Bewegen vgl. Bd. II, Kap. XVI.

8) Die tropistischen Krümmungen einzelliger Organe zeigen, dass bei diesen Reactionen eine Gewebespannung nicht nöthig ist, die natürlich in Geweben immer eine Rolle spielt (vgl. z. B. Pfeffer 1893, l. c. p. 426). Hofmeister's Annahme, dass zu dem

Spannung in den antagonistischen Geweben mehr oder weniger verhindert. Demgemäss pflegt die angestrebte tropistische Krümmung nach der Beseitigung der Widerlage nur allmählich ausgeführt zu werden [1]).

§ 129. Weiteres über die Krümmungsmechanik.

Bei der allgemeinen Besprechung der Krümmungsmechanik (II, § 78) ist nebenbei auch auf die mechanische Ausführung der tropistischen Krümmungen hingewiesen, die wir im Anschluss an II, § 78 nunmehr etwas näher zu betrachten haben.

In Bezug auf die Variationsbewegungen folgt aus der Erfahrung, dass die Biegungsfestigkeit (II, p. 378) des Gelenkes constant bleibt, wenn das Blatt der Bohne, nach dem Umkehren der Pflanze (II, Fig. 61, p. 569), eine ansehnliche negativ geotropische Krümmung ausführt, dass sich die Expansionsenergie in den beiden antagonistischen Gelenkhälften in entgegengesetzter Weise ändert, dass also die Expansion in der (comprimirten) zenithwärts gewandten Hälfte abnimmt, in der erdwärts gewandten Hälfte aber zunimmt [2]). Denn in jedem anderen Falle (vgl. II, p. 372) hätte eine merkliche Veränderung der Biegungsfestigkeit eintreten müssen, da die Kraft, mit welcher die geotropische Krümmung angestrebt wird, einer Energieentwickelung von 1—2 Atmosphären entspricht (vgl. II, p. 397, 522). Zudem ergaben die plasmolytischen Untersuchungen Hilburg's [3]), dass nach dem Umkehren der Bohne der Turgor in der nunmehr aufwärtsgewandten Gelenkhälfte sinkt, in der erdwärts gewandten Hälfte aber zunimmt. Die gefundene Differenz von ca. 1 Procent Kaliumnitrat (I, p. 129 ist aber mehr als ausreichend, um die angegebene geotropische Bewegungsenergie zu Stande zu bringen. In analoger Weise wird nach Hilburg auch die heliotropische Krümmung der Bohnengelenke bewirkt.

Wie bei einer Nutationskrümmung, die immer eine Verschiebung der relativen Zuwachsbewegung in den antagonistischen Geweben anzeigt, können auch bei den tropistischen Krümmungsbewegungen schon darin Verschiedenheiten bestehen, dass gegenüber der bisherigen Wachsthumsschnelligkeit das Wachsthum der Mittellamelle (das Mittelwachsthum) constant bleibt oder gesteigert oder verlangsamt wird. Thatsächlich tritt bei der thigmotropischen Reaction der Ranken eine ansehnliche transitorische Beschleunigung des Mittelwachsthums ein (II, § 88), während bei der geotropischen und heliotropischen Krümmung, nach den bisherigen Untersuchungen (Sachs, H. Müller), in vielen Fällen das Mittelwachsthum etwas verlangsamt zu werden scheint. Bei den Grasknoten,

---

Zustandekommen von negativem Heliotropismus eine hohe, zum Zustandekommen von positivem eine geringe Gewebespannung nöthig sei, ist aus unklaren Vorstellungen über die Bedeutung der Gewebespannung entsprungen und stimmt mit den empirischen Erfahrungen nicht überein.

1) Literatur: Sachs, Flora 1873, p. 207; de Vries, Sur l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 14 (Separat. a. Archives Neerlandaises Bd. 15); Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 402 u. s. w.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 140, 145.

3) C. Hilburg, Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. I, p. 31.

und offenbar auch bei den Stengelknoten verschiedener anderer Pflanzen, ist indess die geotropische Krümmungsbewegung mit einer ansehnlichen Beschleunigung des Mittelwachsthums verknüpft (II, p. 654). Jedoch ist noch nicht untersucht, ob eine solche Beschleunigung auch im Vergleich zu denjenigen Grasknoten besteht, bei denen am Klinostaten die (krümmungslose) Wachsthumsthätigkeit erweckt ist (II, p. 126, 654). Die analoge Frage ist auch noch nicht für diejenigen Knoten entschieden, die zwar schon in normaler Verticalstellung wachsthumsthätig sind, bei denen aber die Zuwachsbewegung nicht nur bei der geotropischen Krümmung beschleunigt wird, sondern augenscheinlich auch dann, wenn die Objecte in horizontaler Lage am Klinostaten gedreht werden. Uebrigens ist es nicht nöthig, dass z. B. bei allen geotropischen Bewegungen dieselben Wachsthumsverhältnisse obwalten (vgl. II, p. 372).

Wie schon früher (II, p. 372) erwähnt wurde, hängt es von verschiedenen Umständen ab, ob die concav werdende Flanke während des Einkrümmens eine Verkürzung oder eine Verlängerung erfährt. Eine Verkürzung, die sich in jedem Falle bei der Variationskrümmung eines Gelenkes einstellt (II, p. 371), tritt aus naheliegenden Gründen häufig an langsamer wachsenden und dickeren Organen ein, während bei der geotropischen etc. Krümmung der schneller wachsenden Wurzeln und Sprosse zuweilen auch die concave Flanke verlängert wird. Es wird dieses dadurch erzielt, dass durch die Zuwachsbewegung, während des ziemlich langsamen Verlaufes der Reaction, eine genügende Verlängerung der krümmungsthätigen Zone eintritt (vgl. Fig. 74, p. 655). Demgemäss ist bei schneller Einkrümmung eine Verkürzung der concaven Flanke zu erwarten, die sich bei der schnellen Reizbewegung der Ranken nur desshalb nicht oder kaum einstellt, weil durch die thigmotropische Reizung zugleich eine sehr erhebliche Wachsthumsbeschleunigung ausgelöst wird (II, § 88). Andererseits pflegt bei den geotropischen und heliotropischen Reactionen das Wachsthum der convex werdenden Flanke, trotz der Retardirung des Mittelwachsthums, beschleunigt zu sein. Indess ist es möglich, dass es auch Organe giebt, bei welchen die mittlere Zuwachsbewegung während der Reizkrümmung so verlangsamt wird, dass auch die convex werdende Flanke eine Wachsthumsverzögerung erfährt.

Wenn man nach Hofmeister[1]) ein gerades Stengelstück etc. mit beiden Enden unverrückbar auf der Unterseite einer horizontal liegenden Glasplatte befestigt, so beweisen die Krümmung und die Abhebung von der Glasplatte, dass bei der geotropischen Reaction auch die concav werdende Flanke eine Verlängerung ausführte. Ein gleiches Resultat wird auch bei heliotropischen Krümmungen erhalten. Ferner wird durch die Bildung von Rissen in einem Tusche-Ueberzug demonstrirt, dass sich z. B. bei der geotropischen Krümmung eines wachsthumsthätigen Stengels unter Umständen beide Flanken, bei der geotropischen Krümmung des Grasknotens aber nur die convex werdende Flanke verlängern[2]).

Um die Zuwachsbewegung bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln näher zu studiren, wurden diese von Sachs[3]) mit Tuschmarken (à 2 mm)

---

1) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 86.

2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 408.

3) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 463; Noll, ebenda 1888, Bd. 3, p. 507. — Ueber das ähnliche Verhalten bei der Rückkrümmung vgl. D. T. Macdougal, Botanic. Gazette 1897, Bd. 23, p. 361.

versehen (vgl. Fig. 74, p. 655) und in lockerer Erde (hinter eine Glasscheibe) theilweise horizontal, theilweise vertical aufgestellt. Nach der geotropischen Krümmung wurden mit Hilfe eines Glimmerplättchens mit eingeritzter Kreistheilung der Krümmungsradius, sowie die Länge der markirten Bogenstücke auf der Ober- und Unterseite bestimmt. In einem Versuche mit Vicia faba hatte z. B. die vertical stehende Wurzel in 14 Stunden in den 4 vorderen Zonen (= 8 mm) einen Zuwachs von 10,5 mm aufzuweisen. In dieser Zeit hatte sich die horizontal gestellte Wurzel zu einem Bogen von 135 Grad gekrümmt, und die 4 vorderen Zonen waren auf der convexen Seite um 10,8 mm, auf der concaven Seite um 6,1 mm verlängert, woraus sich für die Mittellamelle ein Zuwachs von $\frac{10,8 + 6,1}{2} =$ 8,4 mm berechnet. Im Vergleich zu der verticalstehenden Wurzel betrug also die Zuwachsbeschleunigung der convexen Flanke 0,3 mm, die Verlangsamung der concaven Flanke 4,4 mm, die Verlangsamung der Mittellinie 2,1 mm.

Bei den sich geotropisch krümmenden Stengeltheilen bestimmte Sachs[1]) die Zuwachsbewegung der beiden antagonistischen Flanken durch Anlegen eines auf Papier gedruckten Maassstabes. Hierbei wurde in manchen Fällen nur eine geringe Verzögerung des Wachsthums der Mittellinie und zumeist, besonders bei langsamer wachsenden und dickeren Blüthenschäften, Stengeln etc., eine mehr oder minder ansehnliche Verkürzung der concaven Flanke beobachtet. Aehnliche Resultate wurden von Barth[2]) mit solchen Stengelknoten erhalten, die schon vor der geotropischen Reizung wachsthumsthätig waren. Bei den Grasknoten, in welchen die Wachsthumsthätigkeit erst durch den geotropischen Reiz erweckt wird, findet aber eine Verkürzung und Compression der concav werdenden Oberseite statt (vgl. Fig. 72, p. 654). Diese ging nach Sachs[3]) bei der geotropischen Krümmung der dicken Knoten von Cinquantino-Mais von 4,3 auf 2,5 mm zurück, während sich die Unterseite von 4,1 auf 9,0 mm verlängerte. Bei den minder dicken Knoten anderer Gräser und bei mässiger Einkrümmung ist die Verkürzung der concav werdenden Flanke aber nur gering, so dass die neutrale Achse (die Lamelle, welche bei der Einkrümmung keine Verlängerung und keine Verkürzung erfährt) nahe unter die concave Flanke zu liegen kommt (Pfeffer, l. c.).

Da in dem Grasknoten bei dem Wiedererwachen des Wachsthums keine Zelltheilung stattfindet, so tritt bei der geotropischen Krümmung in der convexen Hälfte eine ansehnliche Zellstreckung ein[4]). Eine solche kommt aus gleichem Grunde bei der geotropischen Krümmung der Wurzel[5]), aber auch, in entsprechendem Maasse, in solchen Organen zu Stande, bei welchen das geförderte Wachsthum der Convexseite von Zelltheilungen begleitet ist. Findet, wie in Variationsgelenken und in Grasknoten, eine Compression der Concavseite statt

1) Sachs, Flora 1873, p. 324; Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 2, p. 193. — Messungen bei der geotropischen Krümmung einzelliger Organe liegen noch nicht vor.

2) R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen d. Knoten 1894, p. 11. Es wurde mikrometrisch an Tuschmarken gemessen, vgl. diesen Bd. II, p. 24, 377.

3) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 206; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 398; R. Barth, l. c. p. 31. Von Pfeffer u. von Barth wurde mikrometrisch gemessen.

4) Sachs, l. c. p. 207.

5) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 466; D. T. Macdougal, Botanical Gazette 1897, Bd. 23, p. 364. — Einige Beobachtungen auch bei Cisielski, Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. 1, Hft. 2, p. 18; Frank (Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1868, p. 40) constatirte die ungleiche Länge der Zellen auf der concaven und convexen Seite.

(vgl. II, p. 371), so wird in dieser im allgemeinen der Querdurchmesser (die Höhe) der Zellen zunehmen. Das scheint indess der Regel nach nicht oder in sehr geringem Grade einzutreten, wenn auf der Concavseite zwar eine Hemmung des Wachsthums, aber keine Compression eintritt. Möglicherweise giebt es aber specifische Verschiedenheiten, da bei der geotropischen Krümmung von Stengeln etc. nach Kohl[1]) die Zellen der Concavseite, nach Noll[2]) dagegen die Zellen der Convexseite einen relativ grösseren Querdurchmesser gewinnen. In Folge der modificirten Wachsthumsthätigkeit ist ferner ein der concaven Hälfte entnommener Rindenstreif kürzer, ein der convexen Hälfte entnommener Streifen länger, als ein Rindenstreif, welcher einem gleichartigen Stengel entnommen wird, der geradlinig fortwuchs[3]).

Bei der positiv heliotropischen Krümmung von Stengeln, sowie bei der negativ heliotropischen Krümmung von Luftwurzeln tritt nach H. Müller[4]) eine analoge Verschiebung der Zuwachsbewegung ein, wie bei der geotropischen Krümmung wachsthumsthätiger Organe. Vermuthlich werden also in der Hauptsache ähnliche Verhältnisse bei den rheotropischen, hydrotropischen, traumatropischen etc. Krümmungen obwalten.

Sehen wir von specifischen Eigenheiten ab, so stimmen die tropistischen Nutationskrümmungen darin überein, dass in einem Gewebe durch den Orientirungsreiz die Wachsthumsthätigkeit derart modificirt und regulirt wird, dass eine jede Lamelle, in Folge der tropistischen Reizung, eine um so schnellere bezw. eine um so geringere Wachsthumsthätigkeit anstrebt, je näher sie der convex bezw. der concav werdenden Flanke liegt[5]). Für die einzelligen Organe ist dieses selbstverständlich, und es wurde bereits (II, p. 637, 644) betont, dass in einem Gewebecomplex die Reactionsfähigkeit (Sensibilität und Action) nothwendigerweise durch die Lage, d. h. durch die correlativen Beziehungen zu den übrigen Elementen und zum Ganzen regulirt werden muss. Damit steht im Einklang, dass die durch Längsspaltung von Stengelinternodien, Grasknoten, Stielen von Hutpilzen (bezw. von Wurzeln) gewonnenen Hälften nach der Horizontallegung sich negativ (bezw. positiv) geotropisch krümmen, gleichviel ob die Schnittfläche erdwärts oder aufwärts gewandt ist, ob also die relative, tropistische Wachsthumsbeschleunigung an der Schnittfläche oder an der gegenüberliegenden, intacten Flanke auszuführen ist[6]). Ferner ist z. B. in dem Grasknoten eine

---

1) Kohl, Mechanik der Reizkrümmung 1894, p. 50. Vgl. auch Sachs, l. c. p. 462, 469; Cisielski, l. c. p. 18.

2) Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 526. — Ueber die ungleiche Dicke der Wandungen in beiden Hälften vgl. Bd. II, p. 668.

3) Sachs, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 198; Experimentalphysiolog. 1865, p. 507. Vgl. auch Frank, l. c. p. 67.

4) H. Müller-Thurgau, Flora 1876, p. 69, 92.

5) Vgl. Bd. II, p. 372, 644, 517.

6) Besonders leicht lässt sich dieses an gespaltenen Grasknoten nachweisen, bei welchen nach dem Spalten keine störenden Spannungskrümmungen eintreten (de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 483; Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893, p. 394, 408). Jedoch konnte Sachs (Arbeit. d. bot. Instit. in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 470) bei einer median längsgespaltenen Wurzel an beiden Theilhälften (die aufeinander liegen blieben) eine positiv geotropische Krümmung beobachten, bei welcher sich (wie in der intacten Wurzel) die obere Hälfte stärker verlängerte als die untere. Auch vermochte Sachs (Flora 1873, p. 330) bei längsgespaltenen Stengeln, bei denen sich die Theilhälften in Folge der Gewebespannung nach Aussen krümmten

der Lage entsprechende Regulation der Zuwachsbewegung in den Collenchymsträngen nothwendig, da diese durch die in Betracht kommenden mechanischen Zugwirkungen nicht verlängert werden[1].

Im Wesen der Sache wird dadurch nichts geändert, dass in einem Gewebe die Zellen in ungleichem Grade sensibel und activ sind, und dass auch inactive Elemente vorhanden sind. Denn es handelt sich schliesslich nur um Verschiebungen und besondere Verwicklungen, wenn z. B. die Ausführung der angestrebten Krümmungsthätigkeit durch inactive Gewebe theilweise oder ganz gehemmt wird, oder wenn inactive (nicht sensible) Gewebe durch die Krümmungsthätigkeit der activen Gewebe elastisch oder plastisch gebogen, bezw. in ihrer Wachsthumsthätigkeit regulirt werden, oder wenn reizbare, active Gewebe durch den Antagonismus anderer Elemente in ihrer Thätigkeit gehemmt oder sogar comprimirt werden[2]. Thatsächlich werden durch die Realisirung der Krümmung stets mechanische und auch auslösende (II, p. 365) Wirkungen erzielt, die (analog wie bei der Gewebespannung, II, p. 38, 145) regulirend eingreifen, aber nicht die Ursache der Krümmungsreaction sind. Uebrigens ist bereits (II, p. 637, 644) hervorgehoben, dass alle die Fälle, in welchen die Perceptions- und die Actionszone getrennt liegen (also auch die thigmotropische Reaction der Ranken), in anschaulicher Weise zeigen, dass durch die tropistische Reizverkettung die Wachsthumsthätigkeit so regulirt wird, wie es zur Erzielung der Krümmung nothwendig ist. Auch ist klar, dass in einem dickeren Organe die Krümmung unterbleibt, wenn in jeder Zelle, ohne Modification der Wachsthumsschnelligkeit, ein gleichsinniges, actives Krümmungsbestreben entwickelt wird (II, p. 373).

Aus den mitgetheilten Thatsachen und Erörterungen ergiebt sich zugleich mit aller Sicherheit, dass die Krümmungsbewegung durch die gekennzeichnete Bethätigung der antagonistischen Gewebe bewirkt wird, dass also die Ansicht von Kohl[3]) irrig ist, nach welcher die geotropische Krümmung durch die active Contraction der concav werdenden Gewebepartie verursacht werden soll. Uebrigens ist die Unhaltbarkeit dieser Auffassung, die für einzellige Organe überhaupt nicht in Frage kommt, zur Genüge von Rothert[4]) und Noll[5]) dargethan worden. Erwähnt sei noch, dass die Activität der convex werdenden Hälfte

---

(II, § 18), nachzuweisen, dass in den beiden erwähnten Lagen eine negativ geotropische Reaction eintrat, und dass in beiden Fällen die erdwärts gewandte Partie relativ am schnellsten wuchs. Neuerdings hat dann E. B. Copeland (Botanical. Gazette 1900, Bd. 29, p. 189) an gespaltenen Keimstengeln gefunden, dass, im Vergleich zu der vertical stehenden Spalthälfte, das Wachsthum (analog wie in dem intacten Halme) bei der horizontal gehaltenen und sich negativ geotropisch krümmenden Hälfte verlangsamt wird, wenn die Schnittfläche erdwärts schaut, und beschleunigt wird, wenn die Schnittfläche aufwärts gerichtet ist. — Ueber Experimente mit Stielen von Hutpilzen vgl. Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botan. 1863, Bd. 3, p. 93.

1) Pfeffer, l. c. p. 401, 426.

2) Vgl. Bd. II, p. 371 ff.

3) Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 4, 40, 87. Beiläufig sei erwähnt, dass Kohl die Verkürzung der Zellen durch Turgorsteigerung zu Stande kommen lässt. — Dass Nutationskrümmungen durch active Verkürzungen entstehen könnten, ist Bd. II, p. 372 erwähnt. — Ueber Formänderungen der Zellen bei tropistischen Krümmungen vgl. Bd. II, p. 662.

4) Rothert, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 593.

5) Noll, Flora 1895, Ergzbd. p. 44.

bei dem Grashalm in sehr auffälliger Weise dadurch bemerklich wird, dass sich bei mechanischer Verhinderung der angestrebten geotropischen Krümmung die erdwärts gewandte Partie des Knotens ansehnlich verdickt und hervorwölbt[1]).

Dass die Theile eines Organes in verschiedenen Graden tropistisch reizbar und actionsfähig sein können, ist am schönsten bei den Stengelknoten zu sehen[2]). Während z. B. bei den Halmknoten von Triticum, Secale und vielen anderen Gramineen (Fig. 5, p. 14; Fig. 72, p. 651) nur der Blatttheil geotropisch reagirt, der umschlossene Stengeltheil aber nur passiv gebogen wird, sind bei Zea mays, Saccharum officinarum etc. sowohl der Blatttheil, als auch der Stengeltheil des Knotens perceptionsfähig und krümmungsthätig. Dagegen tritt bei den Polygoneen und Commelineen die geotropische Perceptions- und Reactionsfähigkeit der Blattscheide theilweise oder so vollständig zurück, dass dieselbe nur passiv gekrümmt wird.

Besonders aus den Erfahrungen über geotropische Reactionen geht soviel hervor, dass die einzelnen Gewebe in einem Internodium, Knoten u. s. w. bei einer tropistischen Krümmungsbewegung in verschiedener Weise betheiligt sind. Indess ist eine genaue Präcisirung der obwaltenden Verhältnisse dessbalb schwierig, weil bei dem Unterbleiben der tropistischen Reaction in dem isolirten Gewebecomplex zunächst zweifelhaft bleibt, ob das negative Resultat durch die Sistirung der Perceptionsfähigkeit, überhaupt durch die Stimmungsänderung, oder dadurch bedingt ist, dass der Zusammenhang mit den reizpercipirenden Geweben aufgehoben wurde (II, § 120).

Jedoch scheint in der Regel die Abtrennung der Epidermis oder auch der angrenzenden Zellen, sowie die Entfernung des Markes (oder auch die gleichzeitige Entfernung des Gefässbündelringes) die geotropische Reactionsfähigkeit nicht aufzuheben, während der isolirte Markcylinder in vielen Fällen nicht geotropisch reagirt[3]). Da ferner nach Sachs[4]) das Mark, welches aus einem soeben geotropisch gekrümmten Stengel isolirt wird, sich gerade streckt, so wird die bleibende Krümmung, die ein solches Mark in den intacten Organen mit der Zeit annimmt, vielleicht nur durch die passive Beugung erzielt. Jedenfalls ist durch die bisherigen Versuche noch in keinem Falle sichergestellt, dass das Mark zwar nicht perceptionsfähig ist, aber durch die Vermittlung perceptionsfähiger Gewebe zu einer activen geotropischen Krümmungsthätigkeit veranlasst wird[5]).

In vielen Fällen scheint also in Stengelorganen (auch in Knoten) besonders das Rindengewebe (oder Theile dieses) geotropisch perceptions- und actionsfähig zu

---

1) Vgl. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 396; Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 509; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 482. — Ferner kann durch das geförderte active Wachsen der Unterseite sogar ein Zerreissen der Oberseite zu Stande kommen, wenn man z. B. horizontal gelegten Sprossen, durch Einführung in eine Glasröhre, die Ausführung der geotropischen Krümmung unmöglich macht. Pfeffer, Bericht. d. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaft. 1891, p. 642.

2) Lit. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten 1894; Pfeffer, l. c. p. 390, 409. — Ueber Knoten siehe auch Bd. II, p. 651.

3) Lit. Sachs, Flora 1873, p. 330; Barth, l. c. p. 36; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 248; Haberlandt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1901, p. 269. [Němec, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 339.]

4) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 567. Vgl. auch Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 73.

5) Vgl. Haberlandt, l. c. p. 269, u. die weiterhin zu erwähnenden Versuche Czapek's mit horizontal liegenden Mittellamellen des Stengels.

sein. Auch dürfte durch den von der Wurzelspitze ausgehenden Reiz (II, § 120) die intensivste geotropische Reaction in dem Rindenparenchym der Wurzel ausgelöst werden[1]). Die Activität des Rindengewebes ist aber desshalb vortheilhaft, weil durch die periphere Lage die mechanische Leistungsfähigkeit bei der Krümmung begünstigt wird (II, p. 378).

Nach dem Mitgetheilten ist es verständlich, dass, wie Sachs[2]) zeigte, die durch zwei parallele Längsschnitte isolirte Mittellamelle eines Stengels eine negativ geotropische Krümmung ausführt, wenn sie so aufgestellt wird, dass die Schnittflächen lothrecht stehen. Da aber theilweise negative, theilweise positive Resultate erhalten wurden, wenn die Schnittflächen der horizontal gelegten Mittellamelle zenithwärts und erdwärts gerichtet waren, so muss zunächst entschieden werden, ob diese Differenzen durch specifische Eigenheiten oder durch andere Ursachen bedingt waren. Jedenfalls ist zu bedenken, dass die Krümmung vielleicht nur desshalb unterbleibt, weil die activen Gewebe an einem Hebelarm von der geringen Höhe der Mittellamelle angreifen und desshalb eine ungenügende Krümmungskraft erzielen (vgl. II, p. 378). Hierauf kann freilich nicht die Inactivität der horizontal liegenden Mittellamelle aus dem Hypocotyl von Helianthus annuus beruhen, die sich nach Czapek (l. c. p. 252) dann negativ geotropisch krümmt, wenn sie aus einem Stengel geschnitten wird, der zuvor während einer Stunde geotropisch inducirt wurde. Indess muss erst durch nähere Untersuchungen ermittelt werden, ob dieser Erfolg etwa darin begründet ist, dass die horizontal gelegte Lamelle zwar eine inducirte Reizung activiren, aber den geotropischen Reiz nicht percipiren kann.

Bei Beurtheilung der Bedeutung von Geweben für die Krümmungsbewegungen ist auch zu beachten, dass die Sensibilität und die Actionsfähigkeit mit der Entwickelung veränderlich sind (II, § 121, 128). So können z. B. Gefässbündel oder andere Gewebe, nachdem sie ihr Wachsthum eingestellt haben, nur noch eine passive Beugung erfahren (vgl. II, § 19). Ferner werden in Folge der Krümmung nicht selten active Gewebe durch die überwiegende Energie der antagonistischen Gewebe comprimirt (siehe oben) oder mit dem Fortschreiten der Krümmung in Zugspannung versetzt. Letzteres tritt z. B. bei den Grasknoten ein, bei welchen schliesslich das zuvor active Parenchym auf der Convexseite bis auf die Collenchymstränge einreisst, weil letztere durch ihr fortdauerndes Wachsthum die nöthige Energie schaffen[3]). Auf diese Weise wird also die ursprünglich positive Spannung des Parenchyms in eine negative, die negative Spannung der Collenchymstränge dagegen in eine positive umgewandelt. Uebrigens ist früher erörtert, dass und warum durch die Arbeit gegen Widerstände (ohne und mit Krümmungsthätigkeit) die Gewebespannungen modificirt werden können[4]).

Bei richtiger Würdigung dessen, was an dieser und an anderen Stellen (II, § 19, 9, 35) über das Zustandekommen und die Bedeutung der Gewebespannungen gesagt wurde, ist es selbstverständlich, dass aus dem Sinn der Gewebespannung nicht schlechthin zu erkennen ist, ob ein Gewebe activ oder passiv bei der

---

1) D. T. Mac Dougal, Annals of Botany 1897, Bd. 23, p. 346, 364.

2) Sachs, Flora 1873, p. 330; Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 470; Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 250; Noll, Jahrb. f. wiss. Botan. 1900, Bd. 34, p. 467; Haberlandt, Ber. d. botan. Gesellsch. 1901, p. 270; [Haberlandt, Jahrb. f. wiss. Botan. 1903, Bd. 38, p. 470; Němec, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 353].

3) Vgl. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 407.

4) Vgl. Bd. II, p. 145. — Näheres über die Grasknoten bei Pfeffer 1893, l. c. p. 401, 426.

Krümmungsbewegung betheiligt ist. Denn thatsächlich werden nicht selten, wie schon erwähnt wurde, active Gewebe comprimirt, und die negative Spannung schliesst nicht aus, dass ein Gewebe activ wachsthumsthätig ist (vgl. auch II, § 19, 35). Ueberhaupt ist wohl zu beachten, dass die Nutationskrümmungen, somit auch die mit diesen verknüpften Spannungsänderungen, durch die Wachsthumsthätigkeit erzielt werden, aber naturgemäss wiederum regulatorisch auf die Wachsthumsthätigkeit zurückwirken. Auf diese Weise werden auch bei dem Arbeiten gegen eine Widerlage die potentiellen Spannungen geschaffen, die dann, z. B. nach Entfernung der Widerlage, eine Krümmungsbewegung bewirken können [1]).

§ 130. Die inneren Bewegungsursachen.

Mit der Feststellung, dass die bis dahin untersuchten tropistischen Variationskrümmungen durch den Turgorwechsel bewirkt werden, ist natürlich offen gelassen, in welcher Weise die Bd. II, p. 660 gekennzeichnete Variation des Turgors erzielt wird (vgl. II, p. 375). Ebenso sind noch nicht die vielleicht verschiedenartigen Mittel präcisirt, durch welche diejenigen Modificationen der Wachsthumsthätigkeit verursacht werden, auf welchen das Zustandekommen der tropistischen Nutationskrümmungen beruht (vgl. II, p. 373). Jedoch ist sicher, dass in gewissen Fällen die Beschleunigung (bezw. die Verlangsamung) der Zuwachsbewegungen in den antagonistischen Flanken nicht, wie de Vries [2]) annahm, durch eine entsprechende Erhöhung (bezw. Senkung) der Turgorenergie bewirkt wird. Denn abgesehen davon, dass auf diese Weise die Krümmungsbewegung der einzelligen Organe nicht zu Stande kommen kann (II, p. 374), so haben die plasmolytischen Untersuchungen [3]) verschiedener Objecte gezeigt, dass bei der geotropischen

---

1) Nach diesen Bemerkungen bedarf es keiner weiteren Erörterungen, in welchem Sinne die Gewebespannungen die nähere Ursache der Krümmungsbewegungen sind und sein können (vgl. auch Bd. II, § 78), und dass, wie schon die einzelligen Organe zeigen, zur Erzielung einer tropistischen Krümmungsbewegung die Existenz von Gewebespannung nicht nöthig ist. Ferner ist einleuchtend, dass z. B. das Mark, auch wenn es sich nicht activ krümmt, durch seine positive Spannung die durch andere Gewebe angestrebte oder ermöglichte Krümmungsthätigkeit begünstigen kann. Wie sich die Gewebespannung in Folge der Krümmung verändert, lässt sich in der Hauptsache aus den mitgetheilten Thatsachen ableiten. Angaben über die Spannungen in geotropisch und heliotropisch gekrümmten Organen sind in den citirten Schriften von Sachs, Frank, Hofmeister (auch in Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 293) zu finden; ferner bei G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 129; Ratschinsky, Annal. d. scienc. naturell. 1858, IV. sér., Bd. 9, p. 172; Johnson, ebenda 1835, II sér., Bd. 4, p. 327; J. B. Pollock, Botan. Gazette 1900, Bd. 29, p. 25, 48. Schon Mohl (Vegetabil. Zelle 1851, p. 141) hat Dutrochet's (Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 322, 327) Irrthümer in Bezug auf die Bedeutung der Gewebespannung aufgedeckt und ebenso dargethan, dass nicht, wie es Dutrochet annahm, bestimmte anatomische Unterschiede zwischen den positiv und negativ tropistischen Organen bestehen. Erwähnt sei noch, dass Dutrochet (l. c.) die positiv heliotropische Krümmung irrigerweise allein durch ein actives Krümmungsstreben der Concavseite zu Stande kommen lässt.

2) H. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 502. Vgl. auch Bd. II, p. 372, 432, 528.

3) Wortmann, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1887, p. 961; Bot. Zeitg. 1889, p. 456; Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 511; Flora 1895, Ergzbd. p. 36. — Die Annahme von P. Bert, dass die positiv heliotropische Krümmung die

Krümmung von Gewebecomplexen keine Turgorsteigerung eintritt. Bei den sich schnell krümmenden Organen wurde sogar in den Zellen der convex werdenden Flanke eine geringe Abnahme des Turgors (des plasmolytischen Werthes) constatirt, die offenbar daraus resultirt, dass in den schnell wachsenden Zellen die Volumzunahme und Wasseraufnahme schneller fortschreiten, als die Production osmotisch wirksamer Stoffe, durch welche in selbstregulatorischer Weise die Constanz des Turgors erhalten wird[1]).

Selbst dann, wenn in einem concreten Falle, in Verbindung mit der tropistischen Reaction, eine einseitige oder allseitige Steigerung des Turgors eintritt, dürfte in dieser Turgorsteigerung im allgemeinen nur ein begleitender und mitwirkender Factor, aber nicht die primäre Ursache derjenigen Wachsthumsänderung zu suchen sein, die zur Einkrümmung führt. Jedenfalls gilt dieses für die in horizontaler Lage fixirten Stengelknoten von Hordeum vulgare, in welchen der Turgor der Parenchymzellen eine Steigerung erfährt, die 1—2 Procent Kaliumnitrat äquivalent ist[2]). Denn einmal vermag eine solche Vermehrung der Zellhautspannung das Wachsthum des Knotens nicht zu verursachen, und zudem stellt sich keine Turgorsteigerung in den horizontal gehaltenen Stengelknoten von Triticum vulgare und spelta ein, welche ebenso gut und schnell geotropisch reagiren, wie die Knoten von Hordeum vulgare. Die Turgorerhöhung in diesen ist somit in gleichem Sinne eine vortheilhafte, aber nicht generell nothwendige Reaction, wie diejenige Turgorsteigerung, welche nur in gewissen Pflanzen bei dem Arbeiten gegen äussere Widerstände eintritt (II, p. 144).

Muss auch nicht in allen Fällen dieselbe Wachsthumsmechanik obwalten, so scheint doch bei den tropistischen Krümmungen die nöthige Wachsthumsthätigkeit und Wachsthumsbeschleunigung häufig durch plastische Dehnung der Zellwand erzielt zu werden (II, p. 30, 374). Dafür spricht, dass während der Krümmungsbewegung in der Epidermis, im Collenchymgewebe u. s. w. der convexen Flanke die Dicke der Zellwand, und zwar zuweilen erheblich, abnimmt[3]), während diese Wandungen in der concaven Flanke öfters eine gewisse Verdickung erfahren[4]). Schon aus dem Umstand, dass diese Veränderungen der

---

Folge davon sei, dass durch Zerstörung des Zuckers der Turgor der beleuchteten Seite sinke, bedarf keiner besonderen Widerlegung (vgl. die Bd. II, p. 528 citirte Lit.).

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 412. Vgl. auch Bd. II, § 103.

2) Pfeffer, l. c. p. 399, 405; vgl. auch dieses Buch Bd. II, § 8, 9. — Nach Kohl (Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 59) soll bei der geotropischen Reizung eine absolute Steigerung des Turgors in den Zellen der Concavseite eintreten. Diese Annahme ist freilich durch die Versuche Kohl's nicht erwiesen. Jedenfalls ist aber die Ansicht von Kohl irrig, dass durch eine solche Turgorsteigerung eine Verkürzung der Zellen der Concavseite bewirkt werde (vgl. Noll, Flora 1895, Ergzbd. p. 48, 54). Ohnehin ist, wie schon II, p. 664 dargethan wurde, die Ansicht von Kohl irrig, nach der durch die Verkürzung der Concavseite die geotropische Nutationskrümmung erzielt werden soll.

3) Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. 3, p. 526; Flora, Ergzb. 1895, p. 73. — Vgl. ferner Wortmann, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1887, p. 463; Bot. Zeitung 1887, p. 808; 1888, p. 469; Kohl, l. c. p. 36; D. T. Mac Dougal, Botanic. Gazette 1897, Bd. 23, p. 364.

4) Eine derartige Differenz pflegt an den sich krümmenden Sprossen immerhin nur gering zu sein. Dagegen tritt nach Wortmann (Bot. Zeit. 1887, p. 824,

Wanddicke erst während der Ausführung der Krümmungsbewegung eintreten, ergiebt sich, dass sie die Folge, aber nicht die Ursache der Einkrümmung sind, wie Wortmann[1]) annimmt, nach dessen Auffassung die Wachsthumsschnelligkeit der Zellhaut (bei constantem Turgor) einfach durch die Verdickung der Wand verlangsamt und in solcher Weise in entsprechendem Grade regulirt werden soll. Das Irrige dieser Ansicht geht ferner daraus hervor, dass die Zellwandungen durch die Turgorenergie normalerweise nicht über die Elasticitätsgrenze gedehnt werden, dass also zur Erzielung eines plastischen Wachsens die Cohäsion der Zellhaut durch eine physiologische Beeinflussung in regulatorischer Weise verringert werden muss[2]).

Hand in Hand mit dieser physiologischen Beeinflussung scheinen die elastischen Eigenschaften der Zellhaut in der convex werdenden Flanke zuweilen in der Art verändert zu werden, dass bei Constanz der Turgorenergie eine Steigerung der elastischen Verlängerung eintritt. In Folge dieser einseitigen Verlängerung kommt dann eine entsprechende elastische Einkrümmung zu Stande, die bei Aufhebung des Turgors so lange zurückgeht, bis die tropistische Krümmung durch Wachsthum fixirt ist. Eine solche Combination von Wachsthums- und Variationsbewegung wird übrigens auch bei den noch wachsenden, jugendlichen Blattgelenken von Phaseolus etc. beobachtet, die mit dem Auswachsen nur noch zu Variationsbewegungen befähigt sind. Demgemäss führt das ausgewachsene Blattstielgelenk der Bohne nach dem Umkehren der Pflanze eine typische, geotropische Variationskrümmung aus (II, p. 508). Indess stellt sich in der

---

808) eine sehr ansehnliche Verdickung der Zellwandungen in der oberen (aufwärts gerichteten) Hälfte von horizontal gelegten Sprossen ein, wenn diese an der Ausführung der angestrebten geotropischen Krümmung dadurch verhindert werden, dass die Sprossspitzen an einem Faden befestigt sind, der über eine Rolle geführt und durch Belastung gespannt gehalten wird. Ausserdem constatirte Fr. Elfving (Zur Kenntniss d. Krümmungserscheinungen 1888, Separ. a. Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandlingar Bd. XXX), dass die fragliche Verdickung sich auch dann, und zwar nur in der convexen Hälfte der Sprosse, einstellt, wenn diese gewaltsam gebeugt und durch einen entsprechend befestigten Faden bogig gekrümmt gehalten werden. Da ein solcher Erfolg auch am Klinostaten erzielt wird, so müssen also die mit der Einkrümmung bewirkten Veränderungen den Anstoss zur Ausbildung der besagten Wandverdickungen gegeben haben. Andererseits ist die Wandverdickung an der Oberseite der horizontal gelegten und an der Ausführung der angestrebten, geotropischen Krümmung gehinderten Sprosse zunächst als eine Folge der Reizwirkung der Schwerkraft anzusprechen, die auch bei epitrophischen und hypotrophischen Reactionen (Bd. II, p. 125) inäquale Wachsthumsthätigkeiten hervorruft. Ob und inwieweit in den beiden genannten Bedingungen die durch die mechanische Beugung bezw. die durch die geotropischen Krümmungsbestrebungen bewirkten Spannungsverhältnisse die nähere Reizursache vorstellen, ist noch nicht entschieden. Vielleicht werden durch die ungleiche Inanspruchnahme, also durch eine Unterschiedsempfindung, bestimmte Reizanstösse gewonnen, da nach den Untersuchungen Ball's der (äquale) Längszug an den vertical stehenden Sprossen keine merklichen Wandverdickungen hervorruft (vgl. Bd. II, p. 425, Anmerk.). Augenscheinlich fallen diese Verdickungen nicht allgemein mit der Plasmaansammlung zusammen, die sich in gewissen Fällen, und zwar zum Theil nur secundär, in den gekrümmten Sprossen einstellt (vgl. Bd. II, p. 635 Anm.). — Vgl. die inzwischen erschienene Arbeit von Ball in Jahrb. f. wiss. Botan. 1903, Bd. 39, p. 305.

1) Wortmann, l. c. Vgl. auch die Kritik von Noll, Flora, Ergzbd. 1895, p. 38.

2) Vgl. Bd. II, p. 8, 9. — Ueber Plasmaansammlungen siehe Bd. II, p. 635 Anm.

erdwärts gewandten, also ungewöhnlich verlängerten (geotropisch in Anspruch genommenen) Gelenkhälfte, allmählich ein gewisses Wachsthum ein, wenn die Pflanze einige Tage in der inversen Stellung verbleibt[1]. Es ist also wohl möglich, dass in demselben Objecte, je nach seinen Eigenschaften, sowie je nach der Natur und der Dauer des Reizes, eine Variations- oder eine Nutationsbewegung, oder eine Combination beider eintritt. Möglicherweise finden sich derartige Verhältnisse bei den Blattgelenken der Marantaceen, bei welchen nach Möbius[2] speciell die heliotropische Krümmung ziemlich schnell durch Wachsthum fixirt zu werden scheint.

Aus der leicht zu constatirenden Thatsache, dass die realisirte tropistische Krümmung bei der Aufhebung des Turgors durch Salzlösungen, sowie beim Abtödten erhalten bleibt, folgt, wie zuerst Frank[3] darthat, dass die heliotropischen und geotropischen Krümmungen durch Wachsthum vermittelt werden. Von de Vries[4] wurde dann weiter gefunden, dass eine soeben begonnene und noch nicht weit fortgeschrittene, heliotropische oder geotropische Krümmung durch die Einwirkung einer 20 proc. Kochsalzlösung theilweise ausgeglichen wird, dass also zunächst eine elastische Krümmung eintritt, die allmählich durch Wachsthum fixirt wird. Die weitere Annahme von de Vries, diese elastische Krümmung komme dadurch zu Stande, dass in der convex werdenden Flanke der Turgor, also die Dehnkraft, erhöht werde, ist (abgesehen von einzelligen Organen) schon desshalb irrig, weil durch die tropistische Reizung zumeist eine Turgorsteigerung nicht hervorgerufen wird. In der That dürfte nach Noll[5] die fragliche elastische Einkrümmung die Folge davon sein, dass durch den tropistischen Reiz die elastische Dehnbarkeit in der convexen Flanke erhöht wird. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass vielleicht in gewissen Fällen die Verdickung der Membranen (ohne Qualitätsänderung) in der Concavseite verursacht, dass diese Flanke durch dieselbe Turgorenergie eine relativ geringere Verlängerung erfährt[6].

Uebrigens wurde zuweilen eine Ausgleichung der jugendlichen Krümmungen

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 139.

2) M. Möbius, Festschrift für Schwendener 1899, p. 60.

3) Frank, Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1868, p. 97.

4) H. de Vries, Landw. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 302. Vgl. ferner Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 8; Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. III, p. 516; Flora 1895, Ergzbd. p. 82; R. Barth, Die geotrop. Wachsthumskrümmungen d. Knoten 1894, p. 12; Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen 1894, p. 67.

5) Noll, l. c. 1888 u. 1895. — Wiesner (l. c. 1880, II, p. 20) nimmt an, dass der positive Heliotropismus zu Stande komme, indem auf der beleuchteten Seite die Elasticität der Zellwände, dagegen auf der Schattenseite die Ductilität der Membran und der Turgor gesteigert werden. — Ob und inwieweit Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 265; 1863, Bd. 3, p. 88; Pflanzenzelle 1867, p. 287) die Veränderung der elastischen Dehnbarkeit als nähere Ursache der geotropischen und heliotropischen Krümmungen ansieht, ist bei den unklaren Vorstellungen dieses Forschers über Spannung und Wachsthum nicht sicher zu sagen. Vgl. Pfeffer, Pflanzenphys. I. Aufl., Bd. II, p. 324, Anmerk.

6) Ueber die Veränderung der Wanddicke beim Krümmen vgl. Bd. II, p. 668. — v. Weinzierl (Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1877, Bd. 76, Abth. I, p. 434) fand an positiv heliotropisch gekrümmten Pflanzentheilen für die Epidermis der Concavseite einen etwas höheren Elasticitäts- und Festigkeitsmodulus, als für die Epidermis der Convexseite. Jedoch ist noch zu entscheiden, ob dieses Resultat durch die Qualitätsänderung oder die ungleiche Verdickung der bezüglichen Membranen bedingt ist.

vermisst. Auch fehlen nähere Studien darüber, ob bei plötzlicher Abtödtung (durch Hitze etc.) derselbe Erfolg erzielt wird, wie bei Plasmolyse. Denn da bei der Einwirkung von Salzlösungen oft längere Zeit bis zur Aufhebung des Turgors verstreicht, so sind diese Versuche nicht streng beweisend [1]). Auch ist zu beachten, dass bei der Plasmolyse und bei der Abtödtung von Geweben Compressionen etc. von Zellen eintreten, und dass desshalb die Dimensions- und Krümmungsänderungen nicht allein durch die elastische Contraction der Zellwandungen bestimmt werden (II, § 17). Ferner wird die Zunahme der elastischen Dehnbarkeit in der Convexseite auch nur wahrscheinlich gemacht durch die Versuche Noll's [2]), bei welchen ein Spross, nach Beginn der geotropischen Bewegung, in der Krümmungsebene nach entgegengesetzter Richtung ausgebogen und dabei gefunden wurde, dass dieselbe Kraft einen etwas grösseren Ausschlag verursachte, wenn durch die Beugung die geotropische Krümmung verstärkt, also die Membranen der Convexflanke verlängert wurden. Ausserdem ist noch nicht genügend aufgeklärt, warum und wodurch bei Einwirkung einer Salzlösung zunächst häufig eine gewisse Zunahme und dann erst eine Abnahme der eben gebildeten tropistischen Krümmung eintritt [3]).

Einige Thatsachen über den mit der tropistischen Reaction verknüpften **Stoffwechsel** ergeben sich aus den Untersuchungen von G. Kraus [4]). Nach diesen hat das Horizontallegen eines parallelotropen Sprosses zur Folge, dass schon vor Beginn der geotropischen Krümmungsbewegung, und zwar besonders in der erdwärts gewandten Hälfte, der Gehalt an reducirendem Zucker erhöht und gewöhnlich der Säuregehalt etwas vermindert wird. Während der Krümmung tritt dann eine absolute Abnahme des Zuckers (zuweilen auch der freien Säure) in der convex werdenden Stengelhälfte ein. So fand G. Kraus (l. c. II, p. 49) in dem etiolirten Keimstengel der Bohne, nachdem dieser während 2 Stunden horizontal gelegen hatte, in der oberen Hälfte 0,2358 g, in der unteren Hälfte 0,2404 g (= + 0,0046) Zucker (d. h. Kupferoxyd reducirende Substanz). In anderen Sprossen dieser Pflanze, die weitere $^3/_4$ Stunden in horizontaler Lage zugebracht hatten, wurde in der zenithwärts gerichteten Stengelhälfte ein Zuckergehalt von 0,2095 g, in der unteren von 0,2074 g (— 0,0021) gefunden.

Gleichzeitig nimmt schon vor Beginn und während der geotropischen Krümmung der Wassergehalt in der erdwärts gewandten Sprosshälfte zu, so dass das specifische Gewicht des ausgepressten Saftes vermindert wird. So wurde z. B. von G. Kraus (l. c. II, p. 42) bei einem Stengel von Anthriscus silvestris, der 24 Stunden horizontal gehalten, aber noch wenig gekrümmt war, das specifische Gewicht des ausgepressten Saftes für die aufwärts gewandte Stengelhälfte zu 1,0240, für die erdwärts gewandte Hälfte zu 1,0226 (— 0,0014) bestimmt. Diese Resultate harmoniren mit der Thatsache, dass während der

---

1) Vgl. z. B. Fitting, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 380, u. Bd. II, p. 432.

2) Noll, l. c. 1888, p. 514; 1895, p. 56; Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 417; Kohl, l. c. p. 73.

3) Noll, l. c. 1888, p. 517; 1895, p. 84; Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 247.

4) G. Kraus, Ueber die Wasservertheilung in d. Pflanze II, 1880, p. 38, und I, 1879, p. 23 (Separat. a. Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. in Halle). Einige Thatsachen auch schon in Botan. Ztg. 1877, p. 596. — Dass diese Processe im sauerstofffreien Raume unterbleiben, wurde späterhin von Kraus dargethan. (Ueber die Wasservertheilung IV, 1884, p. 59.)

Krümmung in der convex werdenden Hälfte der plasmolytisch bemessene Turgorwerth abnimmt (dieses Buch, Bd. II, p. 668).

Beachtenswerth ist, dass sich nach G. Kraus (l. c. I, p. 24; II, p. 42) die genannten Veränderungen schon vor Beginn der Krümmung und auch in den nicht mehr krümmungsfähigen Stengeltheilen einstellen, dass dieselben also nicht nur die Folge des realisirten Wachsens und Krümmens sind. Demgemäss dürfte es sich wohl um Reactionen handeln, die ebenso durch die Reizwirkung der Schwerkraft ausgelöst werden, wie die Krümmungsbewegung und die, wo Krümmungsthätigkeit eintritt, bei der Ausführung dieser eine gewisse Rolle spielen. Uebrigens gehört auch die von Czapek beobachtete Zunahme einer Silber reducirenden Substanz zu denjenigen Reactionen, welche durch die Schwerkraft etc. vor Beginn der geotropischen Krümmung ausgelöst werden (II, p. 645). Da aber G. Kraus nur die Reductionswirkung auf alkalische Kupferlösung ermittelte, so ist es fraglich, ob die besprochenen quantitativen Veränderungen allein durch Zucker verursacht werden. Jedenfalls sind die beobachteten Vorgänge nur einige der Processe, die mit der Auslösung und der Ausführung der tropistischen Reaction direct oder indirect verknüpft sind. Es ist auch noch unentschieden, ob die tropistische Reizung eine Depression der Athmung verursacht, oder ob etwa eine Steigerung der Athmung dann eintritt, wenn die tropistische Reizung eine Wachsthumsbeschleunigung hervorruft (vgl. Bd. II, p. 618).

Ferner lässt sich nicht sagen, ob die mitgetheilten Erfahrungen für alle tropistischen Reizvorgänge Giltigkeit haben. Denn das folgt nicht daraus, dass G. Kraus (l. c. II, p. 41) ähnliche Resultate bei positiv heliotropischen Reactionen erhielt[1]). Ferner hat G. Kraus (l. c. I, p. 26) bei horizontal gehaltenen Wurzeln constatirt, dass sich schon vor Beginn der Krümmungsthätigkeit eine Zunahme des Wassergehaltes in der convex werdenden, also in diesem Falle in der aufwärts gewandten Hälfte einstellt. Beachtenswerth ist aber, dass in älteren Wurzeltheilen nach längerer Zeit, analog wie in einem Stengel, der Wassergehalt in der erdwärts gewandten Stengelhälfte zunimmt.

Veränderungen der beschriebenen Art werden aber nicht nur durch tropistische Reizungen, sondern auch, und zwar sehr schnell, bei dem Schütteln von Sprossen hervorgerufen, so dass z. B. nach G. Kraus[2]) in einem entblätterten, wachsthumsthätigen Sprosse von Alliaria officinalis durch ein kräftiges Schütteln der Zuckergehalt von 0,1463 auf 0,1618 g erhöht wurde. Dabei ergab die convexe Hälfte des durch Schütteln gebeugten Sprosses (Bd. II, p. 64) einen etwas höheren Zuckergehalt und ein etwas höheres specifisches Gewicht des Presssaftes. Ein näheres Studium dieses interessanten Verhaltens dürfte wohl im Stande sein, unsere Kenntnisse über den Mechanismus von schnell und langsam verlaufenden Reizvorgängen wesentlich zu erweitern (vgl. z. B. II, p. 453 in Bezug auf Turgorwechsel als Ursache schneller Reizbewegungen).

---

1) Die geringen Differenzen machen es begreiflich, dass Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1878, p. 65) und Thate (Jahrb. f. wiss. Botan. 1882, Bd. 13, p. 718) in ihren minder sorgfältigen Untersuchungen keine Differenz des Wassergehaltes in den antagonistischen Hälften fanden.

2) G. Kraus, l. c. II, p. 69. Vgl. übrigens dieses Buch, Bd. II, p. 454, Anmerk. 3.

Abschnitt V.

Specielle Fälle.

§ 131.

Da wir für unsere Zwecke in erster Linie die Verbreitung, das Wesen und die Causalität der einzelnen Tropismen in das Auge zu fassen haben, konnten und können wir nicht näher auf alle die besonderen Combinationen eingehen, die in concreten Fällen zu Orientirungszwecken nutzbar gemacht sind. Wenn nun auch im 1. Abschnitt dieses Kapitels (§ 107—109) im allgemeinen auf die Complicationen hingewiesen ist, die durch das Zusammengreifen und Zusammenwirken von tropistischen mit anderen Reizungen und Bewegungen geschaffen werden, so dürfte es doch zur näheren Illustration vortheilhaft sein, im Folgenden wenigstens einige Orientirungen und Orientirungsbewegungen in die maassgebenden Factoren zu zergliedern. Bei diesen Betrachtungen werden wir wiederum sehen, dass häufig verwickelte Verhältnisse obwalten, und dass desshalb eine causale Aufhellung oft mit Schwierigkeiten verknüpft ist. Da zudem ein ähnliches Endresultat durch verschiedene Combinationen erzielt werden kann, so muss man sich hüten, nach den Erfahrungen in einem einzelnen Falle zu generalisiren.

Sind auch nicht alle Pflanzen in gleichem Grade zur Ausführung von Orientirungsbewegungen befähigt, so beweist doch die Realisirung der normalen Orientirung, dass unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen in der Regel das Reactionsvermögen und die Actionsfähigkeit ausreichen, um die Pflanzen und ihre Organe in die angestrebte Lage zu bringen. Da aber die Actionsfähigkeit gewöhnlich mit dem Auswachsen erlischt, so geht das Orientirungsvermögen zumeist mit einem gewissen Alter verloren. Indess ist es für die Pflanze im allgemeinen nicht bedenklich, dass ältere Sprosse u. s. w. in einer ihnen aufgedrängten, abnormen Lage dauernd verbleiben, da die neuen Triebe u. s. w. durch ihr eigenes Reactionsvermögen immer wieder die normale Orientirung gewinnen. Beachtet man aber, dass es offenbar einen grösseren Aufwand von Energie und Material kosten würde, wenn die älteren Stengeltheile nicht nur den normalen Functionen (Tragfähigkeit etc.) genügen, sondern auch zugleich bewegungsfähig sein müssten, so kann man verstehen, dass es im allgemeinen für die Pflanze doch wohl öconomischer ist, in den ausgewachsenen Organen auf die Orientirungsfähigkeit zu verzichten, wenn auch damit gewisse Nachtheile verknüpft sind.

Wurzeln. Es ist allgemein bekannt, dass die Reizwirkung der Schwerkraft bei der Orientirung der Organe eine grosse Rolle spielt, und dass durch diese Reizung, sogleich bei der Keimung des Samens, die Aufwärtskrümmung des Stengels sowie die Abwärtskrümmung der Wurzel bewirkt wird (II, p. 546). In dieser positiv

geotropischen Richtung wächst dann die Wurzel weiter, sofern nicht durch andere Factoren eine Ablenkung verursacht wird. So wird die Wurzel durch den Hydrotropismus in zweckentsprechender Weise veranlasst, sich nach dem feuchteren Medium zu wenden (II, p. 586), und gelegentlich mag eine gewisse Ablenkung auch durch eine rheotropische (II, p. 588) oder durch eine aerotropische (II, p. 586) Reaction hervorgerufen werden[1]. Ferner biegt die Wurzel vermöge ihrer plastischen Eigenschaften (II, p. 64, 144) aus, wenn sie auf eine feste Widerlage (z. B. auf eine Steinplatte) trifft, und wächst dann, der Widerlage angeschmiegt, so lange weiter, bis sie den Rand erreicht hat und wiederum ihren positiv geotropischen Bestrebungen folgen kann[2]. Auf diese Weise, also ohne dass weitere Reizwirkungen nöthig sind, findet die Wurzel durch Hin- und Herbiegen sehr gut ihren Weg durch einen steinigen Boden, der ein geradliniges Fortwachsen nicht gestattet. Thatsächlich wird das Wegwenden der Wurzel von einem Steinchen etc. nicht durch einen Contactreiz verursacht (II, p. 459). Auch ist es fraglich, ob unter normalen Verhältnissen ein solches Wegwenden häufig dadurch hervorgerufen wird, dass die Reibung an festen Körpern eine einseitige Verletzung und dadurch eine Reizung der traumatisch sensibeln Wurzelspitze bewirkt (II, p. 590).

In Folge dieses plastischen Ausweichens hat die fortwachsende Wurzel sogar in einem steinigen Boden nur eine geringe Aussenarbeit zu vollbringen. Zu einer ansehnlichen Aussenleistung ist aber die plastische Wurzel nur befähigt, wenn das Ausbiegen in genügender Weise verhindert ist. Unter diesen Umständen wird auch von der Wurzel ein gewaltiger Druck gegen die Widerlage entwickelt. Ebenso wird durch die fortwachsende und sich zugleich verdickende apicale Partie eine sehr energische Keilwirkung ausgeübt, wie man sehr schön an der entsprechenden Sprengung einer Gipsplatte sieht, wenn man eine Wurzel zwischen zwei Glasplatten in einen Gipsguss gebracht hat[3]. Auf diese Weise werden auch im Boden mit grosser Energie zwei Steinchen auseinandergetrieben, wenn sich die Wurzelspitze zwischen dieselben eingedrängt hat.

Bei dem geringen Widerstand, den die Wurzel in einem normalen Boden findet, wird gewöhnlich schon durch das Gewicht des Samens, sowie durch die Bedeckung dieses mit etwas Erde, eine Widerlage geschaffen, die ausreicht, um das Eindringen in den Boden zu sichern und somit ein Emporheben des Samens durch die sich streckende Wurzel zu verhindern. In vielen Fällen wird indess durch Schleimstoffe, durch frühzeitiges Hervorbrechen von Haaren etc. eine bessere Fixirung des Samens erzielt[4]. Für das ungehemmte Vordringen der Wurzel in den Boden ist es ferner wichtig, dass erst hinter der Streckungs-

---

1) Ueber Heliotropismus vgl. Bd. II, p. 575. — Ueber die Beeinflussung des Reactionsvermögens durch Stimmungsänderungen siehe z. B. Bd. II, § 121, 122. Ueber Beeinflussung des Wachsens und der Gestaltung der Wurzeln durch die Aussenbedingungen etc. vgl. Bd. I. § 26; F. Freidenfelt, Flora 1902, Ergzbd. p. 115.

2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen 1893, p. 362. Vgl. auch dieses Buch Bd. II, p. 144.

3) Pfeffer, l. c. p. 369, 240, sowie dieses Buch, II, § 35.

4) Pfeffer, l. c. p. 365. — Ueber das Hervorbrechen der Sprosse aus dem Boden vgl. Pfeffer, l. c. p. 383, und die dort citirte Literatur, sowie Areschoug, Beiträge zur Biologie d. geophilen Pflanzen 1896.

zone (II, p. 9) die Seitenwurzeln hervortreten, deren plagiotrope Richtung durch ihren Klinogeotropismus erzielt wird, während die Seitenwurzeln höherer Ordnung gewöhnlich nicht geotropisch reagiren (II, p. 563).

Auch bei den **Rhizomen**, sowie bei ähnlichen Organen, dürfte zumeist und der Hauptsache nach die Orientirung durch die Reizwirkung der Schwerkraft erzielt und regulirt werden. Wir haben auch schon gehört, dass viele Rhizome sich diageotropisch einstellen, dass gewisse Rhizome durch den autogenen oder aitiogenen Stimmungswechsel zu einer positiv geotropischen Reaction veranlasst werden (II, p. 564, 613, 615), und dass speciell die Rhizome von Adoxa, Circaea etc. bei Beleuchtung positiv, im Dunkeln aber transversal geotropisch reagiren (II, p. 615). Diese letztgenannten Rhizome werden also durch ihren positiven Geotropismus so lange in den Boden geführt, bis in Folge der Lichtabnahme eine diageotropische Stimmung und Reaction eingetreten ist. Aber auch bei denjenigen Rhizomen, bei welchen das Licht nicht in der besagten Weise, sowie auch nicht durch seinen heliotropischen Einfluss, wirksam ist, wird, wie es öcologisch nothwendig ist, die Tiefenlage durch die aus der Bodenbedeckung entspringenden Verhältnisse regulirt, und vermuthlich wird diese Regulation oft durch den geotropischen Stimmungswechsel vermittelt. Allerdings ist noch nicht genügend aufgehellt, in wie weit etwa durch die ungleiche Vertheilung von Sauerstoff, Kohlensäure, Wasser, sowie durch die Temperaturdifferenzen etc., im Boden tropistische oder umstimmende Wirkungen erzielt werden, oder ob durch die Entfernung zwischen den Rhizomen und den oberirdischen Theilen der Pflanze, d. h. durch die hiervon abhängige Veränderung der Wechselbeziehungen, die geotropische Stimmung u. s. w. modificirt wird. Denn dass letzteres sehr wohl möglich ist, ergiebt sich aus den überaus mannigfachen Reizungen und Beeinflussungen, die durch den Stoffverkehr und die Gesammtheit der correlativen Beziehungen vermittelt werden (II, § 45, 46). Zudem ist es bekannt, dass die geotropische Stimmung gewisser Rhizome erheblich verändert wird, wenn die bisherigen correlativen Verhältnisse, z. B. durch totale oder partielle Entfernung der oberirdischen Organe, alterirt werden (vgl. II, p. 612).

Vermuthlich spielen die angedeuteten Wechselbeziehungen, wie es Rimbach[1]) annimmt, öfters eine hervorragende Rolle. Dass sie aber nicht allein

1) A. Rimbach, Beiträge z. wiss. Botan. von Fünfstück 1899, Bd. 3, p. 177, sowie die in diesem Bd. II, p. 16 citirten, seit 1893 publicirten Arbeiten dieses Forschers. — Wenn auch schon länger bekannt war, dass Rhizome, Knollen etc. eine gewisse Tiefenlage annehmen (vgl. die bei Rimbach, l. c. angegebene Lit.), so wurden doch erst von Rimbach nähere Studien über die Ursache dieses Verhaltens angestellt. Begreiflicherweise reagiren nicht alle Rhizome in exacter Weise, und so kommt es, dass manche Rhizome, sogar bei Gleichheit der Bedingungen, in Bezug auf die Tiefenlage einen grösseren Spielraum zeigen. So erklärt es sich vielleicht, dass P. E. Müller Botan. Centralbl. 1896, Bd. 66, p. 22) eine Regulirung der Tiefenlage durch die reactionelle Eigenthätigkeit verwirft, also die Tiefenlage durch zufällige, mechanische Bedingungen zu Stande kommen lässt, unter denen die Arbeit der Regenwürmer (die ohne Frage eine accidentelle Rolle spielt) von hervorragender Bedeutung sein soll. Thatsachen über das subterrane Leben und die Tiefenlage finden sich ausserdem z. B. bei T. W. C. Areschoug, Beitr. z. Biolog. d. geophilen Pflanzen 1896; Goebel, Organographie 1898, p. 646.

und in allen Fällen entscheidend sind, beweisen schon diejenigen Rhizome, deren geotropische Reaction durch die Beleuchtung verändert wird, sowie die Erfahrung, dass die Tiefenlage auch mit der Beschaffenheit des Bodens variiren kann. Jedenfalls muss es möglich erscheinen, dass die tropistische Stimmung, ebensogut wie die Wachsthums- und Gestaltungsthätigkeit des subterranen Wurzel- und Sprosssystems, durch die Beschaffenheit des Bodens (Dichte, Durchlüftung, Sauerstoffgehalt, Kohlensäuregehalt etc.) beeinflusst wird (I, p. 135). Derartige Beeinflussungen haben ja auch zur Folge, dass das Wurzelsystem einer Pflanze, trotz verschieden tiefer Aussaat oder Einpflanzung, eine bestimmte Tiefenlage anstrebt (I, p. 139). Wahrscheinlich wirken hierbei vielfach die correlativen Beziehungen zu den oberirdischen Organen regulirend mit. Speciell bei der Bestockung des Getreides soll nach Schellenberg[1]) dieser regulirende Reizeinfluss durch die Beleuchtung der bezüglichen Blätter geschaffen werden.

Aber nicht nur Rhizome, sondern auch Zwiebeln, Knollen u. s. w., die keine auffällige Krümmungs- und Bewegungsfähigkeit besitzen, stellen mit der Zeit annähernd wieder die normale Tiefenlage her, wenn die bedeckende Bodenschicht reducirt oder vermehrt wird. Das wird, wie schon mitgetheilt wurde (II, p. 16, u. die hier citirte Lit.), wenigstens zum Theil dadurch erreicht, dass die Knolle etc. durch die Verkürzung der Zugwurzeln tiefer in den Boden gezogen wird. Indem aber nach Rimbach bei einer gewissen Bodentiefe diese Zugwurzeln nicht mehr entstehen oder eine horizontale Lage annehmen, ist dafür gesorgt, dass auf diese Weise die Knollen u. s. w. nur bis zu einer bestimmten Tiefe befördert werden. Selbstverständlich kann sich eine solche Beförderung auch mit anderen Bewegungsmitteln combiniren.

In der Luft befindliche Stengel. Da auf die oberirdischen Organe, neben der Schwerkraft, auch das Licht einwirkt, so gestalten sich bei ihnen die Verhältnisse complicirter, besonders auch desshalb, weil für die Orientirung nicht nur die tropistische, sondern auch die diffuse Lichtwirkung, und zwar in verschiedener Weise und in verschiedenen Combinationen, in Betracht kommt (II, § 107—109, 126)[2]). Auch kann an den oberirdischen Organen durch die mechanische Wirkung des Eigengewichts eine gewisse oder auch eine weitgehende Ablenkung von der anderweitig angestrebten Orientirung bewirkt werden (II, p. 657).

Analog wie bei den Wurzeln, ist auch bei den oberirdischen Sprossen zur Erzielung der Verticalstellung in der Regel die Reizwirkung der Schwerkraft, in diesem Falle also der negative Geotropismus, nutzbar gemacht[3]). Die

1) H. C. Schellenberg, Untersuch. üb. d. Lage der Bestockungsknoten beim Getreide 1902, p. 21 (Sep. a. Forschung. a. dem Gebiete d. Landwirthschaft). Vgl. dieses Buch Bd. I, p. 139.

2) Wir lassen im Folgenden die Feuchtigkeitsverhältnisse, die mechanische Wirkung des Windes u. s. w. unberücksichtigt, die bei der Richtung oberirdischer Organe im allgemeinen nicht oder doch nur secundär in Betracht kommen. Ueber die Richtwirkung des Hydrotropismus in gewissen Fällen vgl. Bd. II, §. 116.

3) Ueber Vorkommen und Fehlen von Geotropismus und Heliotropismus vgl. Bd. II. § 110, 112. Aus diesen Angaben ist auch z. Th. die Betheiligung dieser Factoren bei Richtungsbewegungen zu ersehen. — Nähere Angaben über Gestaltung, Symmetrie und Richtungsverhältnisse finden sich u. a. in den Bd. II, p. 5 citirten Lehrbüchern etc.

Seitensprosse behalten dann entweder die plagiotrope Lage, die sie vermöge der Eigenrichtung annehmen (II, § 119), oder werden durch aitiogene Einflüsse in eine bestimmte Gleichgewichtslage übergeführt (vgl. II, § 107). Letzteres pflegt auch bei vielen Laubblättern der Fall zu sein, bei denen in zweckentsprechender Weise die orientirende Wirkung des Lichtes in den Vordergrund tritt. Uebrigens vermag die heliotropische Wirkung auch an geotropisch gerichteten Sprossen eine starke Ablenkung zu erzielen (II, p. 574, 617).

Die Blattorientirungen lassen wir vorläufig unberücksichtigt und wenden uns den Richtungsursachen der Stengel, und zwar zunächst den **Ausläufern und den sogenannten kriechenden Sprossen** zu[1]). Bei diesen wird, analog wie bei den Rhizomen (II, p. 675), die horizontale oder schief aufsteigende Lage in vielen Fällen durch einen transversalen Geotropismus verursacht, der entweder im Dunkeln und am Licht (z. B. bei Fragaria vesca, grandiflora) unverändert bleibt oder sich (z. B. bei Lysimachia nummularia, Polygonum aviculare, Rubus caesius, Vinca major, Stachys sylvatica) derart ändert, dass im Dunkeln eine mehr oder minder verticale, am Lichte aber eine schief aufsteigende, eine horizontale oder sogar eine abwärts geneigte Lage zu Stande kommt. Demgemäss findet man im Freien die Sprosse der zuletzt genannten Pflanzen an sehr sonnigen Standorten dem Boden angepresst, und zwar zum Theil selbst dann, wenn sie sich zu diesem Zwecke abwärts neigen müssen, während sie an schattigen Localitäten (auch schon zwischen Gras) mehr oder minder aufstrebend gerichtet sind. Auch kann man durch Verdunkelung oder Beleuchtung jederzeit veranlassen, dass der actionsfähige Theil des Sprosses allmählich (in 1—2 Tagen) in die den Beleuchtungsverhältnissen entsprechende geotropische Gleichgewichtslage übergeht.

Die Befähigung zu diesem geotropischen Stimmungswechsel durch die Beleuchtung ist natürlich specifisch verschieden ausgebildet und kann sich sogar bei derselben Pflanze mit den Entwickelungsbedingungen, der morphologischen Dignität u. s. w. derart ändern, dass z. B. bei Glechoma hederacea die im Frühjahr entstehenden Ausläufer bei Verdunkelung eine erhebliche, die späterhin entstehenden aber eine geringe oder gar keine geotropische Aufrichtung ausführen[2]). So ist es zu verstehen, dass Czapek (l. c.) bei dieser Pflanze, ebenso bei den Ausläufern von Potentilla reptans, bei Verdunkelung keine Lagenänderung beobachtete, die von Maige (l. c. p. 340) auch bei der letztgenannten Pflanze gefunden wurde.

Bei gewissen Pflanzen wird aber eine Modification des Geotonus durch die Temperaturverhältnisse hervorgerufen. Auf diese Weise wird erzielt, dass sich die aufstrebenden Sprosse von Veronica chamaedrys, Lamium purpureum bei erheblicher Erniedrigung der Temperatur ansehnlich, sogar bis zur Horizontal-

1) A. B. Frank, Die natürl. wagerechte Richtung etc. 1870, p. 17; Botan. Ztg. 1873, p. 36; Fr. Czapek, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, Abth. I, p. 1234, 1249; Fr. Oltmanns, Flora 1897, p. 24; A. Maige, Annal. d. scienc. naturell. 1900, VII sér., Bd. 11, p. 334. [Massart, L'irritabilité d. plantes superieures 1902, p. 13.]

2) Maige, l. c.; Oltmanns, l. c. p. 25. Ueber den Einfluss innerer u. äusserer Bedingungen auf die Bildung von Ausläufern vgl. Maige, l. c.; Goebel, Organographie 1901, p. 640. [Klebs, Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen 1903.]

stellung senken (Bd. II, p. 495). Die auf diese Weise und die durch den photischen Stimmungswechsel verursachten geotropischen Bewegungen werden sich also entgegenarbeiten, wenn ein Organ, das eine photische und thermische Umstimmung erfährt, gleichzeitig in erhöhte Beleuchtung und in erhöhte Temperatur gebracht wird.

Frank (l. c., vgl. auch II, p. 560), der zuerst die Orientirung der behandelten Sprosse näher untersuchte, erkannte richtig, dass die constante diatrope Lage durch Transversalgeotropismus verursacht wird, während er die mit der Beleuchtung veränderliche Lage aus dem Antagonismus von negativem Geotropismus und dem mit dem Lichte veränderlichen negativen Heliotropismus zu erklären suchte. Thatsächlich handelt es sich aber in diesem Falle um eine geotropische Gleichgewichtslage, die sich mit dem Lichte ändert, weil die geotropische Stimmung durch das Aussenmaass der Beleuchtung modificirt wird. Es folgt dieses, wie Czapek[1]) darthat, unter anderm daraus, dass die fraglichen Lagenänderungen bei Lichtwechsel auch dann eintreten, wenn für allseitig gleiche Beleuchtung gesorgt ist, und dass am Klinostaten (nach Eliminirung der einseitigen Schwerkraftwirkung) die fraglichen Orientirungsbewegungen, trotz des diffusen Beleuchtungswechsels, unterbleiben. Unter diesen Umständen reagiren sogar die Sprosse von Lysimachia nummularia und verschiedener Pflanzen bei einseitiger Beleuchtung schwach positiv (Czapek, l. c. p. 1236), die kriechenden Sprosse einiger anderer Pflanzen schwach negativ heliotropisch (Maige, l. c. p. 358).

Die Ausläufer und kriechenden Sprosse der Mehrzahl der oben genannten Pflanzen sind nach Czapek und Maige von Haus aus physiologisch radiär und werden erst durch die Ueberführung und das Verharren in der plagiotropen Stellung (in analoger Weise wie der Epheu vgl. II, p. 661) transitorisch dorsiventral[2]). Ist mit dieser transitorischen Induction, wie es öfters der Fall sein dürfte, ein gewisses epinastisches Krümmungsbestreben verknüpft[3]), so wird dieses bei der Orientirung ebensogut eine Rolle mitspielen, wie der etwa vorhandene positive oder negative Heliotropismus. Dasselbe gilt für das Eigengewicht, durch das die dünnen Ausläufer bei grösserer Länge unvermeidlich mechanisch herabgebogen werden (II, p. 657), während die active Erhebung der kürzeren Sprosse zeigt, dass sie das statische Moment des Eigengewichtes zu überwinden vermögen. Jedenfalls wird aber durch diese und andere Factoren nur eine Abweichung von der geotropisch angestrebten Orientirung bewirkt.

In der besprochenen Weise wird die plagiotrope Orientirung nicht einmal bei allen ausläuferartigen und rhizomartigen Organen hergestellt[4]). Jedenfalls sind aber die Laubblätter und andere klinoheliotropische Objecte (II, § 107, 109) Beispiele dafür, dass eine gegen das Loth geneigte Lage durch die überwiegende, tropistische Wirkung des Lichtes erzielbar ist. Ebenso kommt unter den in der Natur gebotenen Bedingungen häufig aus dem Zusammenwirken von negativem Geotropismus und negativem Heliotropismus eine (in Bezug auf das Loth) plagiotrope Stellung zu Stande. Das ist auch der Fall, wenn ein parallelogeotropes

1) Czapek, l. c. p. 1235. Vgl. ferner Oltmanns, sowie Maige, l. c.

2) Ueber Stimmungswechsel durch Licht und andere Ursachen siehe Bd. II, § 121, 122; vgl. auch Bd. II, p. 508.

3) Maige, l. c. p. 340; Czapek, l. c. p. 1235; de Vries, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 271.

4) Ueber die Ausläufer von Mucor stolonifer vgl. Bd. II, p. 565, 576.

Organ durch einseitige Beleuchtung zu einer positiv heliotropischen Krümmung veranlasst wird (II, p. 556).

Marchantia. Als Beispiel für die Orientirung durch die Beleuchtung sollen hier die plagiotropen Sprosse (Thallome) von Marchantia polymorpha besprochen werden [1]. Nachdem der Thallus einmal durch die einseitige Beleuchtung stabil dorsiventral inducirt ist (Bd. II, p. 181), verhält er (sowie seine Auszweigungen) sich wie ein inhärent dorsiventrales Organ, das gegenüber dem Lichte eine ähnliche Gleichgewichtslage annimmt, wie selbstbewegliche Laubblätter (II, § 132). Bei guter Beleuchtung findet man demgemäss den Thallus annähernd senkrecht gegen die Lichtrichtung, also unter normalen Verhältnissen plagiotrop gegen die Lothlinie orientirt. Dass aber die Beleuchtung in entscheidender Weise die Orientirung beherrscht, geht daraus hervor, dass sich der Thallus stets plagiophototrop einstellt, also auch dann, wenn er dadurch gegenüber der Schwerkraftrichtung in eine inverse oder beliebige andere Situation gebracht wird [2]. Zudem kommt die plagiophototrope Orientirung auch am Klinostaten, d. h. bei Eliminirung dieser einseitigen Schwerkraftwirkung, zu Stande.

Der Thallus reagirt indess auch geotropisch, wie sich daraus ergiebt, dass er sich (auch wenn er nicht etiolirt ist) im Dunkeln senkrecht aufrichtet, während mit Zunahme der Beleuchtung die Neigung gegen die Verticale zunimmt (Sachs, Czapek l. c.). Im näheren ist aber noch nicht entschieden, ob der Thallus stets negativ geotropisch reagirt, ob sich also negativer Parallelogeotropismus und Plagiophototropie entgegenarbeiten, oder ob (wie Czapek annimmt) mit der Beleuchtung die geotropische Stimmung in ähnlicher Weise wechselt, wie bei gewissen Ausläufern (II, p. 677), so dass sich unter normalen Verhältnissen bei der Erreichung der Ruhelage Plagiogeotropismus und Plagiophototropismus unterstützen.

Die Versuche von Sachs (l. c. p. 244) ergaben, dass sich der Thallus von Marchantia bei Anwendung einer Centrifugalkraft von ca. $3^1/_2$ g (bei gewöhnlicher Beleuchtung) annährend senkrecht gegen die (horizontale) Richtung der Fliehkraft stellt, während die einer schwächeren Centrifugalwirkung ausgesetzten (dem Mittelpunkt der rotirenden Scheibe genäherten) Objecte eine gegen das Loth und gegen die Centrifugalrichtung geneigte Lage annahmen. Dabei bleibt aber unentschieden, ob der Erfolg durch das Zusammenwirken von Plagiogeotropismus oder negativem Parallelotropismus mit der orientirenden Lichtwirkung erzielt wurde [3]. Wie der Thallus bei einer allseitig gleichen Beleuchtung auf den Richtungsreiz der Schwer-

---

1) Sachs, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 229; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 260; Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 1238.

2) Demgemäss wird sich ein horizontal (mit der Oberseite nach oben) aufgestellter Thallus bei schiefer Beleuchtung senken, wenn die morphologische Spitze der Lichtquelle zugewandt ist, während eine Hebung des Thallus eintritt, wenn die fortwachsende Spitze umgekehrt gerichtet ist. Bei Beachtung des Gesagten sind auch leicht die Gleichgewichtslagen abzuleiten, welche die auf den verschiedenen Flächen eines Torfwürfels erzogenen Pflänzchen bei normaler und einseitiger Beleuchtung annehmen. Vgl. Sachs, l. c. p. 232.

3) Ausserdem ist zu beachten, dass in diesen Versuchen die sich aus Centrifugalwirkung und Schwerkraft ergebende Resultante in Betracht zu ziehen ist. Vgl. Bd. II, p. 566.

kraft reagirt, ist noch nicht sichergestellt. Ein Versuch von Czapek (l. c. 1898, p. 263), aus welchem dieser folgert, dass sich speciell die am Klinostaten erzogenen radiären Thalluslappen (II, p. 182) diageotrop verhalten, ist nicht einwandsfrei.

Mit der Constatirung, dass die plagiotrope Orientirung schon allein durch die einseitige Beleuchtung verursacht wird, ist natürlich noch nicht entschieden, ob dieser Effect durch eine einzelne Reizwirkung oder durch das Zusammenwirken verschiedener Reizwirkungen des Lichtes erzielt wird (II, § 108). Beachtet man, dass der Thallus in die plagioheliotrope Lage immer übergeht, gleichviel, ob er zu diesem Zwecke eine convexe oder concave Krümmung der morphologischen Oberseite annehmen muss, so ist klar, dass einem (mit der Dorsiventralität zusammenhängenden) epinastischen oder hyponastischen Krümmungsbestreben keine entscheidende Bedeutung zukommen kann. (Vgl. auch das fernerhin über Epheusprosse Gesagte.) Indess ist durch die bisherigen Untersuchungen noch nicht ermittelt, ob der im Dunkeln erzogene Thallus im Lichte (bei allseitig gleicher Beleuchtung) durch Photonastie (II, § 96) eine epinastische Einkrümmung erfährt, die bei Steigerung der diffusen Beleuchtung zunimmt. Durch die Plagiophototropie ist es natürlich bedingt, dass die Orientirungsbewegung des Thallus, je nach der Aufstellung gegen die Lichtquelle, dieser zugewandt oder abgewandt (im positiven oder negativen Sinne gerichtet) sein muss (II, § 107). Bei Beleuchtung der Unterseite erfährt diese demgemäss so lange eine concave Einkrümmung, bis die normale Orientirung der Oberseite gegen das Licht hergestellt ist[1]). Diese Reaction können wir indess nicht als positiven Heliotropismus ansprechen, weil die Bewegung nur anfangs gegen die Lichtquelle gerichtet, späterhin aber von dieser abgewandt ist. Wir müssen eben bekennen, dass wir auch in diesem Falle nicht den Complex von Factoren durchschauen, der bewirkt, dass eine Störung diejenigen Reactionen hervorruft, welche auf die Wiederherstellung des Gleichgewichts (der plagiophototropen Lichtorientirung) berechnet sind.

Bemerkt sei noch, dass Sachs (l. c. p. 239) die Plagiotropie des Marchantiathallus durch das Zusammengreifen von negativem Geotropismns, positivem Heliotropismus der Unterseite und Epinastie der Oberseite, Czapek (l. c. 1898) aber durch das Zusammenwirken von Diaphototropismus, photonastischer Epinastie und dem mit der Beleuchtung variabeln Diageotropismus zu Stande kommen lässt. Es ist aber zu beachten, dass in den wichtigen Untersuchungen von Sachs, sowie auch fernerhin, die Fragen nicht so weit zergliedert und präcisirt wurden, als es in Obigem geschah, und dass demgemäss die empirische Klarstellung verschiedener Punkte noch aussteht. Uebrigens sind die Infloresceuzstiele von Marchantia parallelogeotrop sowie paralleloheliotrop und nehmen bei schiefer Beleuchtung, in Folge der relativ hohen heliotropischen Empfindlichkeit, eine nahezu der Lichtrichtung parallele Lage ein (Sachs, l. c.).

Die Orientirung des **Prothalliums der Farne** wird ebenfalls durch den Plagioheliotropismus beherrscht, und wie bei Marchantia wird durch die einseitige Beleuchtung der Unterseite das Bestreben hervorgerufen, die Oberseite durch eine entsprechende Einkrümmung wiederum in die Lichtstellung zu bringen[2]).

---

1) Diese Wendungen wurden schon beobachtet von M. Mirbel, Rech. anatom. et physiol. sur le Marchantia 1835, Sep. aus Nouvell. Annal. d. Museum d'Histoire naturelle Bd. I. Vgl. ferner Czapek, 1898, l. c. p. 262.

2) Leitgeb, Flora 1877, p. 174; 1879, p. 317.

Da aber bei dem Prothallium die Dorsiventralität nur labil inducirt ist, und durch Beleuchtung der Unterseite allmählich umgekehrt wird (II, p. 182), so wird auf diese Weise zugleich die normale Orientirung des bildungsthätigen und actionsfähigen Theiles des Prothalliums hergestellt. Eine Orientirungsbewegung unterbleibt demgemäss, wenn sie nicht bald nach Beleuchtung der Unterseite zur Ausführung kommen kann.

Hedera helix[1]. Auch bei dem Stengel dieser Pflanze wird durch einseitige Beleuchtung eine labile Dorsiventralität inducirt (II, p. 186) und im Zusammenhang damit eine plagiotrope Orientirung des Sprosses verursacht. Demgemäss pressen sich die aufstrebenden Sprosse der verticalen Mauer an und krümmen sich, wenn sie über diese hinauswachsen, derart vom Lichte hinweg, dass sie eine aufstrebende oder horizontale Lage gewinnen, um dann bei weiterer Verlängerung durch die eigene Last herabgebeugt zu werden[2].

Da die Sprosse bei allseitig gleicher Beleuchtung (am Klinostaten) radiär bleiben (Czapek l. c. 1895, p. 1236), und da ferner die Dorsiventralität durch Beleuchtung der Unterseite umgekehrt werden kann, so ist erwiesen, dass es sich um eine labile und localisirte Induction handelt[3]. Ist somit das Licht zur Induction der Dorsiventralität nothwendig, so ist doch nicht endgiltig entschieden, ob, wie es scheint, die dorsiventrale Induction und die plagiotrope Orientirung schon allein durch die einseitige Beleuchtung bewirkt werden kann, oder ob die Mitwirkung des Schwerkraftreizes bei beiden Vorgängen oder nur bei den Orientirungsbewegungen in irgend einer Weise erforderlich ist.

Thatsächlich reagiren die Sprosse von Hedera geotropisch, jedoch werden sie von Sachs (l. c. p. 269) als negativ, von Czapek (l. c. 1898, p. 358) als transversal geotropisch angesehen. Wenn aber, wie Sachs (l. c. p. 264) angiebt, bei Flankenstellung (d. h. bei horizontaler Lage der Krümmungsebene, also vermuthlich auch bei Eliminirung des geotropischen Reizes) nur eine geringe epinastische Einkrümmung eintritt, während bei verticaler Aufstellung des apicalen Sprosstheiles die Krümmung sowohl im Dunkeln als im Licht so weit geht, dass allmählich die plagiotrope Lage hergestellt wird, so darf man auf eine plagiogeotrope Reaction schliessen, die nicht, wie bei gewissen Ausläufern, durch diffuses Licht modificirt wird. Dieser Plagiogeotropismus muss aber mit der inducirten Dorsiventralität zusammenhängen, da die radiären Sprosse augenscheinlich parallelogeotrop reagiren.

---

1) Sachs, Arbeit. d. botan. Instit. in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 257; Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 258; Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1895, Bd. 104, I, p. 1236; Oltmanns, Flora 1897, p. 26.

2) Das hypocotyle Glied, sowie die Blüthensprosse werden nicht dorsiventral und reagiren geoparallelotrop.

3) Voraussichtlich hängt es mit der langsamen Krümmungsthätigkeit und der verhältnissmässig schnellen Umkehrung der Dorsiventralität zusammen, dass bei Beleuchtung der Unterseite des Epheusprosses nur eine geringe Hinkrümmung zur Lichtquelle und dann eine Wegkrümmung vom Lichte erfolgt (Sachs, l. c. p. 267). Der Epheuspross verhält sich also wie ein Farnprothallium, das bei Beleuchtung der Unterseite an der Ausführung der zunächst angestrebten Orientirungsbewegung verhindert ist.

Falls die einseitige Beleuchtung zur plagiotropen Orientirung ausreicht, so haben wir diese Reaction (ebenso wie bei Marchantia etc.) wiederum als Plagiophototropismus zu bezeichnen. Dabei bleibt offen, ob dieser durch eine einfache Auslösung zu Stande kommt, oder ob vielleicht die plagiotrope Lage aus dem Zusammengreifen einer durch die (diffuse) Beleuchtung geförderten Epinastie und einer positiv heliotropischen Reaction oder aus anderen Combinationen resultirt (II, § 109). Auch ist es noch fraglich, in wie weit etwa in dem dorsiventral inducirten Stengel durch den Wechsel der diffusen Beleuchtung eine photonastische Bewegung (II, § 96) verursacht wird. — Czapek (l. c. p. 258) lässt die plagiotrope Orientirung durch das Zusammenwirken von Phototropismus, Diageotropismus und Photonastie, Sachs (l. c. p. 266) durch den Antagonismus einer besonderen Art von negativem Heliotropismus und von negativem Geotropismus zu Stande kommen.

Plagiotrope Zweige von Kraut- und Holzpflanzen. Aus der vorstehenden Besprechung einiger plagiotroper Organe, die in ausgezeichneter Weise eine aitiogene Orientirung erfahren, ist zugleich zu ersehen, dass verschiedene Combinationen benutzt werden, und dass nicht einmal in den am besten untersuchten Fällen alle mitwirkenden Factoren exact ermittelt sind. Das ist natürlich noch weniger bei solchen Objecten der Fall, die minder eingehend studirt wurden, und für welche oft nur aus einigen Beobachtungen und Versuchen abgeleitet ist, ob die Orientirung vorwiegend von der Reizwirkung des Lichtes oder der Schwerkraft ausgeht. Ohne auf Einzelheiten einzugehen sei hier nur bemerkt, dass sich z. B. die plagiotropen Sprosse von Cucurbita pepo[1]), Linaria cymbalaria[2]), Tropaeolum majus[3]) in den Hauptzügen und insbesondere darin an die Epheusprosse anschliessen, dass durch die einseitige Beleuchtung eine dorsiventrale Induction verursacht wird. Diese tritt allerdings bei Tropaeolum derart zurück, dass man ebensogut von einem typischen Plagioheliotropismus sprechen kann, der in Verbindung mit der negativ geotropischen Gegenwirkung die klinotrope Orientirung herbeiführt.

Ebenso wie bei den radiären und labil dorsiventralen Organen ist auch bei den inhärent dorsiventralen, plagiotropen Organen die Empfindlichkeit gegen Licht und Schwerkraft in relativ ungleichem Grade ausgebildet. Im allgemeinen ist eine überwiegende Orientirungswirkung des Lichtes besonders bei solchen Organen zu erwarten, bei denen es wichtig ist, dass sie (wie die Laubblätter, der Thallus von Marchantia etc.) eine bestimmte Flächenorientirung gegen die Lichtrichtung annehmen. Denn diese Orientirung ist, bei der Veränderlichkeit der Lichtrichtung, mit Hilfe der Schwerkraftreizung selbst dann nicht in allen

---

1) Czapek, Flora 1898, p. 427; Noll, Landwirthschaftl. Jahrb. 1901, Ergzbd. p. 425.

2) Oltmanns, Flora 1897, p. 26.

3) Sachs, l. c. p. 271. Vgl. auch Bd. II, p. 577. — Einige weitere Angaben über die Induction von Dorsiventralität, sowie über die plagiotrope Orientirung von labil oder stabil dorsiventralen Sprossen finden sich in der Bd. II, p. 186 citirten Literatur. — Erwähnt sei, dass es z. B. noch unentschieden ist, ob bei der Induction der Dorsiventralität und der plagiotropen Orientirung von Polygonatum multiflorum das Licht oder die Schwerkraft (bezw. beide zusammen) wirksam sind. Vgl. Vöchting, Bewegungen der Blüthen und Früchte 1882, p. 148; Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 21.

Fällen gewinnbar, wenn sich die geotropische Gleichgewichtslage mit dem Ausmaasse der diffusen Beleuchtung verändert (II, p. 677). Thatsächlich scheint die phototropische Reactionsfähigkeit in ansehnlichem Grade bei chlorophyllführenden Flachstengeln und ferner dann ausgebildet zu sein, wenn die Lichtorientirung des Stengels von Bedeutung ist, um die Blätter in eine gute Lichtlage zu bringen. So verhalten sich z. B. die plagiotropen Sprosse von Atropa belladonna, Pilea, Pellionia, Goldfussia anisophylla, Selaginella[1]), bei denen indess zum Theil die Orientirungswirkung der Schwerkraft (die auch bei Laubblättern vorhanden ist, II, § 132) dominirt.

Bei den normalerweise schief aufstrebenden (radiären oder dorsiventralen) Seitensprossen, die als Träger der sich selbstthätig orientirenden Blätter functioniren, ist aber die tropistische Lichtwirkung häufig gering[2]), so dass eine seitliche Beleuchtung oft nur eine schwache oder auch keine merkliche heliotropische Krümmung verursacht. Dabei kann eine so weit gehende geotropische Empfindlichkeit vorhanden sein, dass nach einer Veränderung der Lage die radiären Stengel (analog wie die Seitenwurzeln II, § 110) immer wieder dieselbe Neigung gegen die Lothlinie gewinnen, und dass epinastische Stengel eine entsprechende Orientirungsbewegung ausführen (vgl. II, § 109). Jedoch wird bei manchen Krautpflanzen, sowie bei vielen Holzpflanzen nur eine geringe geotropische Reactionsfähigkeit der primären oder secundären Sprosse oder auch beider gefunden, so dass die Reizwirkung der Schwerkraft öfters nur eine mässige oder keine Rolle bei der plagiotropen Orientirung spielt.

Bei den Bäumen (ebenso bei den Sträuchern) lassen schon der aufstrebende Wuchs und, in manchen Fällen, die plagiotropen Richtungsverhältnisse gewisser Auszweigungen erkennen, dass äussere Einflüsse und insbesondere die Schwerkraft bei der Orientirung betheiligt sind. Wenn aber, wie es sehr oft zutrifft, die Zweige (erster oder höherer) Ordnung in ganz verschiedener Neigung zur Verticalen stehen und nach dem Ausbiegen in der aufgedrängten Richtung fortwachsen, so folgt daraus, dass die plagiotrope Stellung nicht (direct) durch die tropistische Wirkung der Schwerkraft oder eines anderen Agens bewirkt wird. Indess sind diese Aeste nach den ausgedehnten Untersuchungen Baranetzky's[3]) negativ geotropisch empfindlich, erfahren aber keine geotropische Krümmung (und stellen sich demgemäss nicht auf einen bestimmten geotropischen Grenzwinkel ein), weil gleichzeitig ein epinastisches Krümmungsbestreben ausgelöst wird, welches der negativ geotropischen (hyponastischen) Action das Gleichgewicht hält.

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 265. Vgl. auch Wiesner, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 321; [Sitzungsber. der Wiener Akad. 1902, Abth. I, Bd. 111, p. 733].

2) Vgl. z. B. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 271; Frank, l. c.

3) Baranetzky, Flora 1901, Ergzbd. p. 138. Ausgedehnte Versuche wurden zuerst angestellt von Frank, l. c. Vgl. ferner de Vries, l. c.; H. Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1884, II, p. 4, 93; J. Wiesner, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 321. [Wiesner, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1902, Bd. 111, Abth. I, p. 733.] — In der Regel spielt die tropistische Wirkung des Lichtes bei der Orientirung der Zweige keine wesentliche Rolle.

Die Existenz dieser epinastischen Krümmungsbestrebung ergiebt sich daraus, dass Baranetzky bei allen untersuchten Holzpflanzen (Prunus, Fraxinus, Tilia, Ulmus, Philadelphus etc.) an der actionsfähigen Zweigspitze eine entsprechende Einkrümmung eintreten sah, wenn er einen plagiotropen Zweig vertical aufwärts oder abwärts aufstellte oder denselben durch Drehung am Klinostaten der einseitigen Schwerkraftwirkung entzog. Da stets diejenige Flanke epinastisch reagirte, die in der plagiogeotropen Lage zenithwärts gerichtet war, so handelt es sich um die Activirung einer Epinastie, die (unabhängig von dem morphologischen Bau) durch den Schwerkraftreiz inducirt wird[1]). Und zwar liegt eine transitorische und umkehrbare Induction vor, wie sich daraus ergiebt, dass die Krümmung allmählich selbstthätig wieder ausgeglichen wird, und dass nunmehr sowohl die vertical aufgestellten, als auch die am Klinostaten befindlichen Zweige in der ihnen aufgedrängten Richtung geradlinig fortwachsen. Aus dem Unterbleiben dieser (epinastischen) Incurvation bei den (unter normalen Aussenbedingungen) plagiotrop gerichteten Zweigen folgt schon, dass ein compensirendes, negativ geotropisches Krümmungsbestreben ausgelöst wird. Dieses kommt nach Baranetzky thatsächlich zur Ausführung, wenn ein Zweig horizontal gelegt wird, der zuvor vertical stand oder durch Aufenthalt am Klinostaten längere Zeit der tropistischen Reizwirkung der Schwerkraft entzogen war. Demnach wird die epinastische Bestrebung langsamer inducirt, hält aber, bei Sistirung des Reizes, länger an, als die negativ geotropische (hyponastische) Induction. Da nun diese epinastische Tendenz auch in völlig geraden Sprossen besteht, so kann sie nicht, wie Baranetzky annimmt, durch die Krümmung ausgelöst werden, die allerdings, wo sie realisirt wird, stets eine auf die Ausgleichung hinarbeitende Gegenreaction erweckt (II, p. 365, 596). Uebrigens werden voraussichtlich in vielen Fällen durch dasselbe Agens differente Auslösungen und antagonistische Bestrebungen hervorgerufen (II, § 108, 109).

Wie schon früher (II, § 119) hervorgehoben wurde, ist die fragliche geotropische Actionslosigkeit nur möglich, wenn bei Veränderung der Neigung die epinastischen und hyponastischen Bestrebungen in demselben Verhältniss zu- oder abnehmen. Da nun alle physiologischen Reactionsfähigkeiten variabel sind, so werden zur selbstregulatorischen Veränderung der Lage voraussichtlich sowohl die Modification der geoepinastischen, als auch der geohyponastischen Reaction, sowie unter Umständen wohl auch die Entwickelung einer autogenen Epinastie etc. oder anderweitiger Reactionsfähigkeiten u. s. w. verwandt[2]). Sofern aber eine

---

1) Vgl. Bd. II, p. 183, 681.

2) Natürlich kann eine bestimmte Gleichgewichtslage auch durch den Antagonismus einer autogenen (oder auf andere Weise erzeugten) Epinastie und des negativen Geotropismus erzielt werden (vgl. z. B. Bd. II, § 132 für Blätter; über autogene Epinastie siehe auch Bd. II, § 79, 80). Aus einem solchen Antagonismus hat de Vries (l. c. p. 269) den Plagiotropismus aller Sprosse etc. zu erklären versucht (vgl. die Kritik bei Baranetzky, l. c. p. 141). Dieser Auffassung schliesst sich auch Wiesner (1902 l. c.) an, der, soweit ich aus der vorläufigen Mittheilung ersehen kann, die Lagenänderungen immer durch Variation der Epinastie, also bei Constanz der negativ geotropischen Action, zu Stande kommen lässt. Da diese einseitige Auffassung nicht zulässig ist, so ist somit auch die Annahme nicht gerechtfertigt, dass bei mittlerer Wachsthumsschnelligkeit die autogene Epinastie den Maximalwerth erreiche, und dass desshalb, sowohl bei weiterer Zunahme, als auch bei Verminderung der Zuwachsbewegung, die geotropische Aufrichtung zunehme. Ein solcher Zusammenhang besteht übrigens sicher nicht in allen Fällen (vgl. II, § 121), und wenn er sich, in zweckentsprechender Anpassung, bei gewissen Objecten findet, so ist damit kein Causalverständniss des physiologischen Geschehens gewonnen. Uebrigens ist an verschiedenen Stellen betont, dass

Krümmungsbewegung nachweislich durch den Schwerkraftreiz veranlasst wird, werden wir, unserm Principe (II, § 107) gemäss, auch in diesem Falle von einer geotropischen Reaction reden, unbekümmert um die näheren Vorgänge, aus welchen die Bewegung resultirt. In diesem Sinne liegt also eine positiv geotropische Reaction vor, wenn ein Seitenspross den decapitirten Gipfel der Tanne ersetzt (II, p. 612), oder wenn ohne Verletzung, wie es gelegentlich vorkommt, bei anderen Pflanzen gewisse Triebe sich geoparallelotropisch erheben. Beachtet man ferner, dass durch die autogene Regulation, sowie durch den directen und indirecten Einfluss der verschiedenen Aussenbedingungen, specifisch und local verschiedene, kleinere Richtungsveränderungen verursacht werden, so muss es begreiflich erscheinen, dass durch die Gesammtheit dieser Factoren, in Verbindung mit der (autogenen und aitiogenen) Orientirung der Knospen [1]) und dem Einfluss der Aussenbedingungen auf die Ausgestaltung der verschiedenen Sprosse (vgl. II, Kap. VI, VII), sowie durch die mechanische Wirkung des Eigengewichts (II, p. 657) u. s. w., die specifischen (und doch in gewissen Grenzen veränderlichen) Gruppirungen und Orientirungen des Auszweigungssystems geschaffen werden.

Dass bei längeren Zweigen durch das hohe statische Moment immer eine gewisse und zum Theil eine sehr ansehnliche Herabbeugung bewirkt wird, ist allbekannt [2]). Dagegen sind die wachsthumsthätigen Zweigspitzen im allgemeinen tragfähig genug, um ein nennenswerthes Ausbiegen durch das Eigengewicht zu verhindern und um eine Aufkrümmung mit grosser Energie auszuführen [3]). Das gilt auch für die jungen Triebe von Pinus sylvestris etc., die sich nach ihrer geotropischen Aufrichtung nicht, wie Baranetzky (l. c.) annimmt, durch eine Lastkrümmung senken, da nach Wiesner (l. c. p. 326) zu einer solchen Krümmung bei Pinus laricio das 15—30 fache des Zweiggewichts nöthig ist.

Nach den Untersuchungen von Vöchting [4]) und Baranetzky [5]) ist es aber wahrscheinlich, dass, wenigstens bei gewissen Trauervarietäten, durch eine Lastkrümmung die Senkung der Zweige erfolgt, deren Spitze nunmehr, wie bei vielen Zweigen, in der aufgedrängten, hängenden Richtung weiter wächst.

Wenn es nach dem Mitgetheilten möglich erscheint, dass sogar die Zweige derselben Pflanze, je nach den obwaltenden Bedingungen, erhebliche Reactionsdifferenzen ergeben, so müssen doch nähere Untersuchungen aufhellen, wie es kommt, dass Frank (l. c.) bei den Zweigen verschiedener Holzpflanzen (im Dunkeln und am Licht) nach der Ablenkung eine Rückkehr in die frühere Gleichgewichtslage fand, während eine solche Rückkehr von Baranetzky (l. c.) nicht beobachtet wurde. Auch die von Frank [6]) beobachteten Orientirungs-

---

in bestimmten Fällen eine ausgesprochene und zum Theil sehr wirkungsvolle autogene Epinastie (oder Hyponastie) vorhanden ist. Vermuthlich findet sich eine solche auch in einigen der Objecte, die Baranetzky untersuchte, und bei denen dieser Forscher keine autogene Epinastie annimmt [Wiesner, Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1902, Bd. 111, Abth. I, p. 733].

1) Vgl. Goebel, Organographie 1898; Wiesner, l. c. p. 326.

2) Vgl. Bd. II, p. 667. Beispiele finden sich in den Schriften von Frank, de Vries, Baranetzky.

3) Vgl. Bd. II, p. 657. Wenn, wie es vorkommt (II, p. 652), die schon ausgewachsenen Zweige noch eine Aufkrümmung ausführen, so wird hierdurch die bisherige mechanische etc. Senkung der Aeste theilweise oder ganz ausgeglichen.

4) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreiche 1884, II, p. 90; Botan. Zeitung 1880, p. 595.

5) Baranetzky, l. c. p. 216.

6) Frank, l. c. p. 22. Siehe auch Czapek, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 267.

torsionen der bereits dorsiventral inducirten Zweige von Abies-arten (II, p. 183) sind wohl sicherlich nicht, wie Baranetzky (l. c. p. 203) vermuthet, einfache, mechanische Belastungsdrehungen. (Weiteres über Torsionen siehe II, § 132.)

§ 132. Fortsetzung.

Laubblätter. Aus der natürlichen Lage der Blätter, sowie aus der Thatsache, dass diese Lage nach der Ablenkung, und zwar nöthigenfalls mit Hilfe von Torsionsbewegung, wiedergewonnen wird, ist ohne weiteres zu ersehen, dass den Laubblättern ein ausgezeichnetes Orientirungsvermögen zukommt. Diese Fähigkeit ist allerdings in specifisch verschiedenem Grade ausgebildet, und es gibt Blätter (Erica, Dracophyllum, Viscum etc.), die nur autogen, d. h. in bestimmter Richtung gegen den Stengel orientirt und demgemäss in verschiedenster Weise gegen die Lothlinie gestellt sind. Auf diese Blätter, sowie auf Einzelheiten über die Orientirungsbewegungen haben wir indess nicht einzugehen, da unsere Aufgabe nur darin bestehen kann, im allgemeinen die Mittel und Wege zu kennzeichnen, die zur Orientirung gut reagirender Blätter benutzt werden[1]. Weil es darauf ankommt, das Chlorophyll in günstige Beleuchtungsverhältnisse zu bringen, so ist es verständlich, dass bei den photometrischen, insbesondere bei den dorsiventralen Blättern, das Bestreben zumeist dahin geht, die Blattfläche senkrecht gegen das stärkste diffuse Licht zu orientiren (euphotometrische Blätter Wiesner's), während sich gewisse andere Blätter annähernd parallel zur Einfallsrichtung des Lichtes stellen. Wenn ein solches Streben bei bestimmten Blättern erst bei intensiver Beleuchtung bemerklich wird, so ist dieses, wie auch die Formänderung gewisser Blätter u. s. w., als eine zweckentsprechende Schutzeinrichtung aufzufassen[2].

Die aitiogene Orientirungsthätigkeit der Blätter wird wiederum in der Hauptsache durch Licht und Schwerkraft verursacht. Die Thatsache, dass die gut reagirenden Blätter nach der Ablenkung auch im Dunkeln, nöthigenfalls mittelst Torsionen, annähernd die natürliche Lage wieder gewinnen[3], beweist, dass schon der Schwerkraftreiz[4] zur Erzielung einer bestimmten Orientirung ausreicht.

1) Literat. Bonnet, Untersuchung. üb. d. Nutzen d. Blätter 1762, p. 45; M. H. Dutrochet, Rech. anatom. et physiologiques 1824, p. 126; Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870; Bot. Ztg. 1873, p. 72; H. de Vries, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 223; J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 39; Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 1; Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881; Fr. Darwin, Linnean Society Journal 1881, Bd. 18, p. 420; O. Schmidt, Das Zustandekommen d. fixen Lichtlage blattartiger Organe 1883; F. Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1885—1887, Bd. 3, p. 189 u. 315; Flora 1892, Ergzbd. p. 265; H. Vöchting, Bot. Ztg. 1888, p. 501; G. Krabbe, Jahrb. f. wiss. Botan. 1889, Bd. 20, p. 211; Schwendener u. Krabbe 1892 (Gesammelte Abhandl. von Schwendener Bd. 2, p. 255); Oltmanns, Flora 1892, p. 231; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 269; Flora 1898, p. 429. (Wiesner, Biolog. Centralbl. 1903, Bd. 23, p. 209; Bericht. d. bot. Gesellsch. 1902, Generalvers. (p. 84).)

2) Vgl. Bd. I, p. 343; Wiesner, Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 1.

3) Näheres in den oben citirten Schriften.

4) Dass die Centrifugalkraft ebenso wirkt wie die Schwerkraft, wurde constatirt von Dutrochet, Mémoires etc., Bruxelles 1837, p. 312; Vöchting, Bot. Ztg. 1888, p. 519. Ueber Marchantia siehe Bd. II, p. 679.

Jedoch überwiegt in der Regel, analog wie bei Marchantia (II, p. 679), die Lichtwirkung derart, dass sich die Blätter plagiotrop gegen die Lichtrichtung, also so orientiren, dass die Lichtstrahlen ungefähr senkrecht auf die Oberfläche des (dorsiventralen) Blattes treffen, das also bei horizontal einfallendem Licht seine Oberfläche nach dem Horizont, bei Beleuchtung von unten nach der Erde wendet. Da dieser Erfolg eintritt, gleichviel ob die Orientirungsbewegung gleichsinnig oder entgegengesetzt zu den epinastischen Eigenbestrebungen (II, p. 556) gerichtet ist, so folgt, dass die Epinastie überwunden wird, dass also das Blatt plagiophototropisch reagirt, d. h. schon allein durch den Lichtreiz zur Annahme der klinotropen oder diatropen Lage veranlasst wird (vgl. II, § 119).

Analoge Erfahrungen und Erwägungen zeigen, dass dem Blatt ausserdem Plagiogeotropismus zukommt. Denn eine dementsprechende Orientirung tritt ebenso bei gleichsinniger, wie bei antagonistischer Richtung der geotropischen und epinastischen Bestrebungen ein. Es ist übrigens durchaus zweckmässig, dass (abgesehen von Epinastie u. s. w.) Plagiogeotropismus und Plagioheliotropismus in der besagten Art ausgebildet sind. Denn auf diese Weise wird unter normalen Verhältnissen bereits durch die geotropische Reizung eine Orientirung des Blattes gewonnen, die entweder schon eine günstige Lichtlage gewährt, oder doch in eine solche zumeist durch eine mässige phototropische Orientirungsbewegung übergeführt werden kann.

Wir haben bei diesen Betrachtungen nur die eigenen Orientirungsbewegungen der Blätter im Auge, die allein in Frage kommen, wenn der fixirte Stengel durch seine Krümmungsthätigkeit nicht mitwirken kann. Diese Blattbewegungen werden mit Vorliebe in den Stiel oder auch (z. B. bei den sitzenden Blättern) in der Lamina ausgeführt[1]. Da es sich zumeist um Nutationsbewegungen handelt, erlischt die Bewegungsthätigkeit mit der Wachsthumsfähigkeit. Es ist aber zweckentsprechend, dass letztere in gewissen Partien des Blattes oft verhältnissmässig lange anhält (II, p. 651), dass also das Blatt eine gewisse und oft eine längere Zeit nach dem Auswachsen des Stengels zu Orientirungsbewegungen befähigt ist. Diese Befähigung bleibt bei den Blättern, die mit Variationsgelenken ausgestattet sind, gewöhnlich bis zu dem Lebensende erhalten (II, p. 650).

Nach dem Mitgetheilten kann kein Zweifel bestehen, dass den Blättern Plagiogeotropismus und Plagioheliotropismus zukommt, dass also für die klinotrope Orientirung nicht, wie de Vries[2] auch für die Blätter annimmt, das Zusammenwirken von negativem Parallelogeotropismus und (autogener) Epinastie nothwendig ist. Natürlich wird aber die angestrebte plagiogeotrope Lage (ebenso die plagioheliotrope Lage u. s. w.) mehr oder minder durch anderweitige Factoren

---

1) Weiteres über diese Punkte, sowie über die selbständige Orientirungsthätigkeit der Fiederblättchen, findet sich in den citirten Schriften. Ueber das Wachsthum und die Wachsthumsvertheilung in Blättern vgl. auch Bd. II, p. 11, und die dort citirte Lit. — Die Frage, ob die Lamina oder der Stiel, bezw. beide, den tropistischen Reiz percipiren, ist Bd. II, p. 603 behandelt.

2) H. de Vries, l. c.; ebenso Wiesner, l. c. Frank, Darwin, Vöchting, Krabbe u. A. nehmen dagegen Plagiogeotropismus und Plagioheliotropismus an. Vgl. die Bd. II, p. 686 citirte Literatur, sowie Bd. II, p. 560.

modificirt. Zu diesen gehört die oft sehr ansehnliche autogene Epinastie, die sich darin kund giebt, dass sich die actionsfähigen Blätter stark zurückschlagen, wenn sie nach Eliminirung des einseitigen Schwerkraftreizes (am Klinostaten) in die

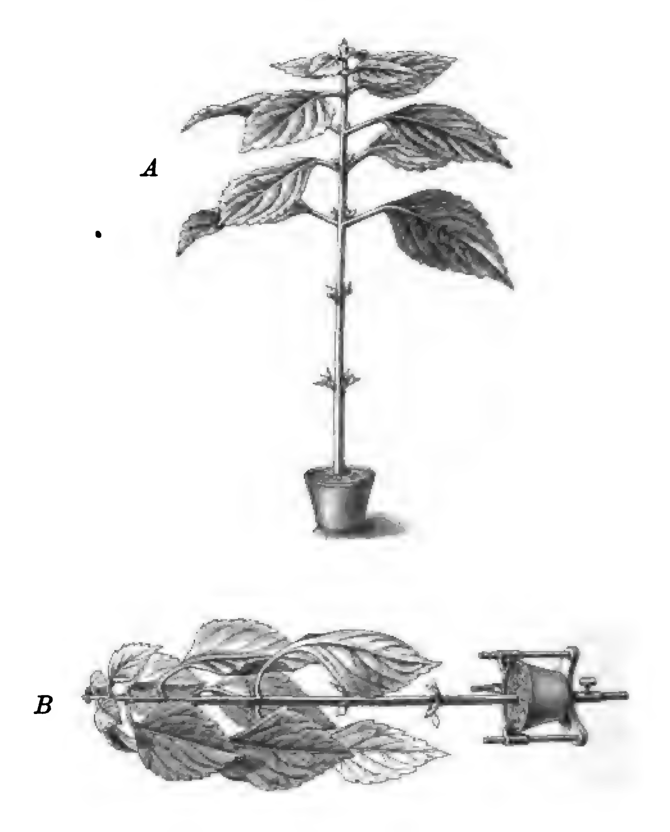


Fig. 75. Coleus spec. Die in Fig. A in normaler Verticalstellung gezeichnete Pflanze wurde in horizontaler Lage auf den Klinostaten gebracht. In Folge der Eliminirung der geotropischen Wirkung hatten sich dann die Blätter im Laufe von 24 Stunden in die in Fig. B dargestellte Lage begeben.

autogene campylotrope Gleichgewichtslage übergehen, Fig. 75 (vgl. II, p. 556)[1]. Zudem scheint die Epinastie bei gewissen Blättern bei Zunahme der diffusen

---

1) Fr. Darwin, l. c. 1881, p. 426; Vöchting, l. c. 1888, p. 534; Krabbe, l. c. 1889, p. 248; Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892, p. 340 u. s. w. Die Epinastie wurde schon von de Vries durch das Verhalten bei Flankenstellung (Blattfläche vertical bei Horizontallage des Blattes) ermittelt. Da beim Umkehren der Pflanze Epinastie und Plagiogeotropismus gleichsinnig zusammenwirken, so erfolgt eine schnelle fortschreitende Einkrümmung. Aus dem Bd. II, p. 679 in Bezug auf den Heliotropismus Gesagten ergiebt sich, dass man desswegen nicht von negativem Parallelogeotropismus reden kann (vgl. auch Bd. II, § 109). Erzielt man durch entsprechende Aufstellung eine derartige plagiotropistische Gleichgewichtslage, dass das Blatt stärker eingekrümmt ist als in der autocampylotropen Gleichgewichtslage, so wird eine gewisse (hyponastische) Ver-

Beleuchtung gesteigert zu werden [1]). So wird vielleicht öfters durch die photonastische Wirkung verursacht, dass Blätter in hellem Lichte sich stärker abwärts krümmen, bei schwacher Beleuchtung und im Dunkeln aber sich erheben. Ferner bewirkt das Eigengewicht eine gewisse und zuweilen sogar eine erhebliche Senkung. Indess beweist schon die Thatsache, dass die plagiogeotrope Orientirung auch im Wasser [2]), also bei Umkehrung der Richtung des mechanischen Zuges eintritt, dass das Zustandekommen dieser Orientirung nicht von der Lastkrümmung abhängt.

Sofern nach einer Ablenkung die normale Orientirung nicht durch eine einfache Krümmungsbewegung herstellbar ist, so werden (genügende Actionsfähigkeit vorausgesetzt) complicirte Wendungen oder wirkliche Torsionen angewandt, um das dorsiventrale Blatt (zumeist auf dem kürzesten Wege) in die ihm zukommende Gleichgewichtslage (vgl. II, § 109) zurückzuführen. Da auch diese Orientirungsbewegungen unter Wasser [3]) ausgeführt werden, so ist schon damit erwiesen, dass es sich um active Bewegungen, also nicht, wie de Vries [4]) annimmt, um passive Drehungen handelt, die durch das Blattgewicht verursacht werden.

Die Orientirungstorsionen werden einmal durch die Schwerkraft (im Dunkeln)

---

minderung der Krümmung eintreten, wenn man die Pflanze baldigst auf den Klinostaten bringt. In diesem Falle war also in der tropistischen Gleichgewichtslage keine epinastische Gegenwirkung vorhanden.

1) Vgl. Bd. II, p. 487 und die dort citirte Literatur. An dieser Stelle ist ferner mitgetheilt, dass es auch Pflanzen giebt, deren Blätter im Dunkeln sich stärker zurückschlagen. Es ist übrigens in den meisten Fällen nicht genügend sichergestellt, inwieweit die Lagenänderung durch wirkliche Photonastie erzielt wird, oder durch die tropistische etc. Wirkung, die sich ja ebenfalls mit der Lichtintensität ändert (II, p. 624). Ferner wird es sich bei den autogen dorsiventralen Blättern wohl in vielen, jedoch vielleicht nicht in allen Fällen um eine von dem Schwerkraftreiz unabhängige Photonastie handeln. Sofern aber die Mitwirkung des Schwerkraftreizes nothwendig ist, kann man ebensogut von einem durch die Beleuchtung verursachten geotropischen Stimmungswechsel reden (II, p. 512, 614). Jedenfalls giebt es Blätter (manche Gramineen etc.), die auch bei guter Beleuchtung durch den Schwerkraftreiz in eine steil aufgerichtete Stellung gebracht werden. Die ansehnliche Rückwärtskrümmung anderer Blätter — gleichviel wie sie zu Stande kommt — verursacht, dass sich die sog. Wurzelblätter, besonders bei starker Beleuchtung, fest an den Boden pressen und sich nach dem Ausgraben der Pflanze auch wohl noch weiter zurückschlagen (vgl. z. B. Frank, l. c. 1870, p. 45; Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 343; Wiesner, l. c. 1880, p. 43; Fr. Darwin, l. c. 1881, p. 430; Vöchting, Bewegungen d. Blüthen und Früchte 1882, p. 179) [F. W. Neger, Flora 1903, p. 371]. — Früher (II, § 99, 100) ist bereits mitgetheilt, dass auch durch Thermonastie, Hydronastie etc. eine Lagenänderung bewirkt werden kann. — Die transitorischen Verschiebungen der Gleichgewichtslage (Schlafbewegungen, II, § 96 ff.) durch Licht und Temperaturwechsel lassen wir hier unberücksichtigt. — Ueber autogene Aenderung der Epinastie etc. siehe II, § 79—81.

2) Bonnet, l. c. 1762, p. 61; Frank, Bot. Ztg. 1873, p. 55; Noll, l. c. p. 222.

3) Siehe die in der vorigen Anmerkung citirten Schriften.

4) H. de Vries, l. c. 1872, p. 266; Wiesner; l. c. 1882, O. Schmidt, l. c. 1883. Dass ein Blatt z. B. bei seitlicher Krümmung ein gewisses statisches Torsionsmoment auf den Blattstiel ausübt, ist klar. Doch zeigen die Versuche in Wasser, sowie andere Experimente, dass die Bewegungsenergie ausreicht, um mehr als die eigene Last zu überwinden. Siehe z. B. Vöchting, l. c. 1888, p. 552 und Noll, l. c. 1885—1887, p. 220, 337, die gleiche Resultate auch für Blüthen erhielten. — Ferner kommen die Senkungen und Torsionen an Aesten sicher nicht in allen Fällen rein mechanisch zu Stande, wie Baranetzky annimmt (Flora, Ergzbd. 1901, p. 211, 194). Vgl. Bd. II, p. 686.

und ausserdem, und zwar in hervorragender Weise, durch eine geeignete einseitige Beleuchtung ausgelöst [1]). Das letztgenannte Reactionsvermögen ist allerdings bei vielen Pflanzen nur bei Mitwirkung des einseitigen Schwerkraftreizes vorhanden. Denn nach Eliminirung dieses (am Klinostaten) reagiren die Blätter von Viola, Dahlia nicht mehr auf einseitige Beleuchtung, und bei den Blättern von Phaseolus, Soja, Acacia wird die Lichtorientirung (wie es in Folge der Zurückkrümmung der Blätter [II, p. 906] möglich ist) ohne Torsion erreicht [2]). Wenn in diesen Fällen die Torsion desshalb unterbleiben dürfte, weil sie zur Erreichung des Zieles nicht nöthig ist, so deutet doch der Indifferentismus der Blätter von Viola etc. darauf hin, dass in anderen Fällen die Befähigung zur Lichtorientirung (durch Torsion) in irgend einer Weise von der Mitwirkung des geotropischen Reizes abhängig ist. Dass ein solches Zusammenwirken nicht immer nothwendig ist, beweisen die Blüthen von Viola, die auch am Klinostaten durch einseitige Beleuchtung zu einer heliogenen Torsionsorientirung veranlasst werden [3]. Eine Torsionsorientirung wird aber bei den meisten dorsiventralen Blüthen nicht durch Licht, wohl aber (z. B. bei Aconitum, Delphinium, Scrophularia) in ausgezeichneter Weise durch die tropistische Reizwirkung der Schwerkraft verursacht [4]).

Ebensogut wie eine Krümmung kann durch ein einzelnes tropistisches Agens auch eine Torsion, d. h. diejenige Thätigkeit erweckt werden, welche unter Umständen zur Herstellung der Gleichgewichtslage nothwendig ist, die bei den reactionsfähigen (physiologisch) dorsiventralen Organen nur besteht, wenn eine Seite in bestimmter Weise gegen die Angriffsrichtung des Lichts, der Schwerkraft etc. orientirt ist [5]). Dieses Endziel, das wir hier allein in das Auge fassen, wird nach einer entsprechenden Ablenkung im allgemeinen durch eine complicirte Bewegungscurve erreicht, da epinastische und tropistische Krümmungen mit den Torsions- und Retorsionsvorgängen in verwickelter und local verschiedener Weise zusammengreifen [6]).

Aus der Einstellung gegen die Reizrichtung folgt zugleich, dass die Orientirung

---

1) Ueber die Bezeichnungen Geotortismus (Geostrophismus) und Heliotortismus (Heliostrophismus) vgl. Bd. II, p. 540.

2) Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892, p. 339. Aehnliche Resultate theilte auch schon Krabbe, l. c. 1889, p. 244 mit.

3) Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892, p. 327. Auf dem Klinostaten erfahren nach Vöchting (l. c. 1888, p. 534) auch die Blätter von Malva neglecta eine ausgezeichnete Lichtorientirung. Jedoch muss ich dahingestellt lassen, ob bei dieser Pflanze wirkliche Lichttorsionen eintreten. Gleiches gilt auch für die von Fr. Darwin (l. c. 1881, p. 426) beobachteten Lichtorientirungen am Klinostaten. — Uebrigens dürfte es noch andere Blüthen und Blätter geben, die schon allein durch den Lichtreiz zu Torsionen veranlasst werden. Vgl. z. B. Schwendener u. Krabbe, l. c. p. 335, 348.

4) Noll, l. c. 1885—1887; Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892.

5) Vgl. Bd. II, § 551. Eine derartige Orientirung tritt bei einem dorsiventralen Organe nur ein, wenn es tropistisch empfindlich ist, setzt aber jedenfalls eine physiologische Dorsiventralität voraus. Da letztere in dem wahrnehmbaren Bau nicht ausgesprochen sein muss, so will es nichts sagen, dass Schwendener u. Krabbe (l. c. p. 347) bei den Blüthenstielen von Aconitum etc. einen sichtbaren dorsiventralen Bau nicht finden konnten. (Ueber die Internodien von Philadelphus vgl. II, p. 694.) Dementsprechend ist bei labiler Dorsiventralität die Orientirung von der Induction jener abhängig (vgl. Bd. II, p. 681). Andererseits verhalten sich nach Vöchting (Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. 25, p. 179) die bei schwachem Lichte ausgebildeten, kleinen Blüthen von Impatiens wie radiäre Organe.

6) Näheres über den Verlauf bei Noll, l. c., sowie bei Schwendener l. c. — Ueber die Retorsion u. s. w. siehe diesen Bd. II, p. 654.

im wesentlichen durch die tropistische Sensibilität des Blattes oder der Blüthe bestimmt wird, dass also eine von der Tragachse ausgehende Richtwirkung ebensowenig eine entscheidende Rolle spielt wie bei den Seitenwurzeln (II, p. 562), die als radiäre Organe ohne Wendungen und Torsionen in die geotropische Gleichgewichtslage gelangen. Thatsächlich lässt sich auch durch die entsprechende Lenkung der Beleuchtungsrichtung erzielen, dass ein Blatt in der phototropischen Gleichgewichtslage jeden gewünschten Winkel mit der Tragachse bildet, also dieser letzteren entweder die Oberseite, die Unterseite oder eine Seitenkante zuwendet. Es ist aber leicht einzusehen, dass ein kataklinotropes Blatt durch den Schwerkraftreiz zumeist so orientirt wird, dass seine Oberseite, bei verschiedener Ablenkung der Tragachse, wieder der durch die Längsachse des Tragstengels gelegten Verticalebene zugewandt ist. Dasselbe gilt auch für die geotropisch empfindlichen, dorsiventralen Blüthen von Aconitum etc., deren Stiel (analog wie das Blatt bezw. der Blattstiel) so lange krümmungsthätig ist, bezw. tordirt, bis er und mit ihm die Blüthe die bestimmte Orientirung gegen das Loth und damit gegen die durch die Tragachse gelegte Verticalebene angenommen hat[1]). Es sprechen somit diese und andere Erfahrungen keineswegs dafür, dass, wie Noll[2]) annimmt, bei der Orientirung der dorsiventralen Blüthen (bezw. bei den orientirenden Torsionsbewegungen) ein von der Tragachse ausgehender richtender Einfluss (Exotropie) in hervorragender Weise mitwirkt.

Natürlich hängt die tortistische Reactionsbefähigung von den Eigenschaften eines Organes und somit auch von den correlativen Einflüssen der Tragachse etc. ab. Durch diese Beziehungen wird ja die zumeist inhärente morphologische und physiologische Dorsiventralität der Blätter und Blüthen bestimmt (II, p. 186). Ferner ist es z. B. eine Folge der so mannigfachen correlativen Umstimmungen (II, p. 612), dass beim Durchschneiden der Blüthenstandsachse von Orchis die der Schnittwunde zunächst stehende Blüthenknospe durch eine einfache geotropische Krümmung, also nicht (wie es sonst geschieht) durch eine geotropische Torsion, in die normale Orientirung gebracht wird[3]). Ausserdem wird durch die Torsion eine Gegenreaction erweckt, die z. B. verursacht, dass die Drehung im Blattgelenk von Phaseolus nach Aufhebung des tortistischen Reizes ausgeglichen wird. Weiter giebt es auch bei den Blättern autogene Torsionen, durch welche z. B. bei den (übrigens aitiogen orientirungsfähigen) Blättern von Allium ursinum und Alströmeria die in der Knospe invers orientirte Blattoberseite in die gewöhnliche (autogene) Lage gebracht wird[4]).

Der Complex von Factoren, durch den die Wachsthumsthätigkeit (bezw. bei Variationsbewegungen die Expansionsthätigkeit) so dirigirt wird, wie es die

1) Nach Czapek (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 279) wird die Orientirungstorsion des Blüthenstiels von Aconitum auch nach Entfernung der Blüthe ausgeführt, während R. Meissner (Bot. Centralbl. 1894, p. 12) unter diesen Umständen ein negatives Resultat erhielt. Uebrigens gilt das Gesagte auch dann, wenn einmal die Blüthe etc. das den Reiz percipirende Organ sein sollte.

2) Noll, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1885—87, Bd. 3, p. 367; Flora 1892, Ergzbd. p. 273. Der im Text eingenommene Standpunkt entspricht im wesentlichen der Auffassung von Schwendener u. Krabbe 1892, Gesammelte Abhandlungen Bd. II, p. 255.

3) Noll, l. c. p. 329.

4) Czapek, Flora 1898, p. 249, u. die dort citirte Lit.; Goebel, Organographie 1898, p. 495. — Ueber autogene Torsionen vgl. Bd. II, § 79.

mechanische Ausführung einer Torsion erfordert[1]), ist weder für die autogenen, noch für die aitiogenen Torsionen bekannt. Jedenfalls zeigen aber z. B. die autogenen Vorgänge, dass Torsionen, wie es nicht anders zu erwarten ist, ohne Krümmungsbewegungen zu Stande kommen, die allerdings bei den uns hier beschäftigenden Orientirungstorsionen in der Regel nicht fehlen werden. Damit ist aber nicht gesagt, dass diese Krümmungen eine Bedingung für die Realisirung der Torsion sind, die nach Schwendener und Krabbe[2]) in der Weise, wie es Noll[3]) annimmt, nämlich durch das Zusammenwirken von zwei verschieden gerichteten Krümmungsprocessen, nicht erzielt werden kann. Dagegen ist es sehr wohl möglich, dass durch die Combination von zwei Reizen eine Torsion erzielt wird. So lehrt die Erfahrung, dass unter Umständen erst durch die Induction von stabiler oder labiler Dorsiventralität die Bedingungen für eine geogene oder heliogene Torsion geschaffen werden. Ferner giebt es, wie wir bereits vernahmen (II, p. 690), dorsiventrale Blätter, bei welchen die heliogene Orientirungstorsion bei Eliminirung des einseitigen Schwerkraftreizes unterbleibt.

Nach dem Mitgetheilten sind nunmehr, wenigstens in den Hauptzügen, die Bewegungen und Orientirungen verständlich, welche die selbstbeweglichen Blätter ausführen und annehmen, wenn der Spross gewaltsam oder durch seine Eigenthätigkeit in eine schiefe, horizontale oder vertical abwärts gewandte Lage gebracht und in dieser gehalten wird. Wird z. B. eine Pflanze (Chenopodium, Coleus, Helianthus etc.) umgekehrt und die Krümmungsthätigkeit der Hauptachse verhindert, so erfahren die Blätter durch ihr Eigengewicht zunächst eine gewisse Senkung. Dann beginnt durch das Zusammenwirken von Epinastie und Geotropismus (bezw. Heliotropismus) eine Aufwärtskrümmung, die bei den actionsfähigen Blättern so lange fortschreitet, bis sie zurückgeschlagen und mit der morphologischen Oberseite wiederum zenithwärts gewandt sind. Häufig wird aber diese Aufwärtsbewegung nicht durchgeführt, weil schon frühzeitig (oder erst späterhin) im Blattstiel eine Torsion eintritt, und hierdurch die normale Orientirung des Blattes hergestellt wird. Durch eine solche Torsion werden somit schon die jugendlichen Blätter der hängenden Zweige von Fraxinus, Caragana, Salix, Betula u. s. w. in die gewöhnliche Gleichgewichtslage gebracht.

Wird aber der Stengel der genannten oder anderer Pflanzen in horizontaler Lage fixirt, so vollführen die an den Seitenflanken inserirten, also nunmehr horizontal gerichteten Blätter (ausser der Lastsenkung) zunächst ebenfalls eine epinastische Rückwärtskrümmung, werden dann aber allmählich durch die Torsion des Stieles und durch eine Vorwärtsbewegung so orientirt, dass sie senkrecht oder schiefwinklig gegen die Tragachse und mit ihrer Oberseite zenithwärts gewandt sind. Die auf der Oberseite des Stengels befindlichen Blätter kommen z. Th. schon durch das epinastische (und geotropische) Zurückkrümmen in eine günstige Lichtlage. Häufig erreichen oder bewahren sie aber diese Lage nicht, sondern werden durch seitliche Krümmungen, in Verbindung mit Torsionen, in eine ähnliche Situation wie die zuerst genannten Seitenblätter gebracht. Eine solche Orientirung gewinnen gewöhnlich auch die abwärts gewandten Blätter, die übrigens schon durch ihre Aufwärtskrümmung in eine normale Flächenstellung gelangen (vgl. Fig. 76).

---

1) Vgl. Bd. II, p. 370, und die dort citirte Lit.

2) Schwendener u. Krabbe, l. c. 1892.

3) Noll, l. c. 1885—87 u. 1892. Vgl. auch R. Meissner, Botan. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 1.

Durch derartige Orientirungsbewegungen werden z. B. die Blätter an den plagiotropen Sprossen von Vinca, Glechoma, Lysimachia nummularia, Buxus, Acer, Taxus in die Lichtlage und zugleich in die bekannte, mehr oder minder zweireihige Anordnung gebracht, während sie an den verticalen Sprossen allseitig abstehen[1]) (Fig. 76). Bei gewissen anderen Pflanzen werden aber die decussirt (Deutzia, Lonicera, Philadelphus u. s. w.) oder zerstreut (Spiraea salicifolia, Kerria japonica) stehenden Blätter an den geneigten und horizontal gerichteten Sprossen durch eine Drehung der Internodien in eine genau zweizeilige Anordnung übergeführt. Die einzelnen Blätter haben demgemäss nur eine gewisse Drehung um



Fig. 76. Evonymus radicans. *A* ein Verticalspross mit decussirter Blattstellung. *B* ein horizontal wachsender Spross.

die eigene Achse auszuführen, um aus der Profilstellung in die Flächenstellung überzugehen (Fig. 77). Bei diesen Vorgängen werden unnöthige Drehungen dadurch vermieden, dass unter normalen Entwickelungsbedingungen die Torsion in dem jüngeren, entwickelungsthätigen Internodium erst zu beginnen pflegt, nachdem sie in dem nächst älteren vollendet ist (Frank, l. c. p. 16). Diese Drehung wird schon allein durch die Schwerkraft, aber auch, an den vertical stehenden Sprossen, durch eine einseitige Beleuchtung veranlasst[2]). Da unter diesen Umständen die Blätter kein mechanisches Torsionsmoment auf den Stengel ausüben, so ist schon damit erwiesen, dass auch in diesem Falle die Ansicht

---

1) Näheres besonders bei Frank, l. c. 1870, p. 14, 37, 57, 64, sowie in den Bd. II, p. 686 citirten Schriften von de Vries, Noll, Schwendener u. Krabbe. Siehe auch die Abbildungen bei Kerner, Pflanzenleben 1887, Bd. 1, p. 387.

2) Schwendener u. Krabbe, l. c. p. 320.

von de Vries[1]) unrichtig ist, nach welcher die Drehung der Internodien durch die mechanische Wirkung des Blattgewichts verursacht wird.

Näheres über die thatsächlichen Orientirungsverhältnisse (vgl. besonders Goebel, Organographie 1901), sowie über das, was wir in einzelnen Fällen über die Orientirungsbewegungen der höheren und niederen Pflanzen und ihrer Organe wissen, ist in den Bd. II, § 110—119; 131, 132 citirten Schriften zu finden (vgl. auch die Bd. II, p. 186 citirte Lit.). Ueber Moose und deren Protonema

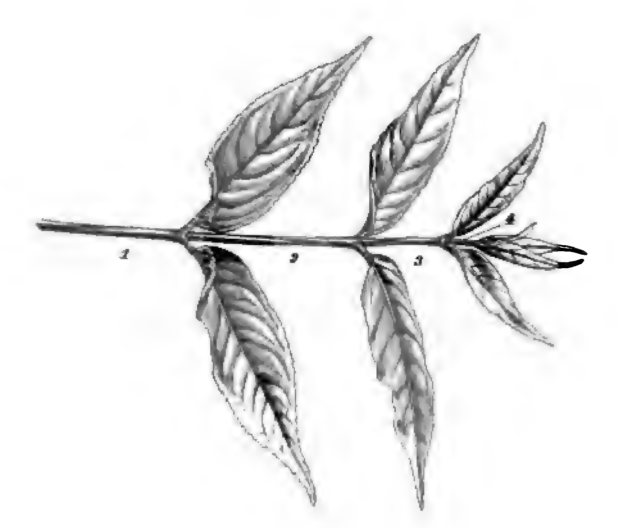


Fig. 77. Diervilla lonicera. Aufsicht auf einen horizontalen Spross. An dem Verlauf der Stengelkanten ist zu ersehen, dass die Torsion in den Internodien 1, 2 und 3 ausgeführt ist. Das Internodium 4 ist noch nicht tordirt.

siehe Coesfeld, Bot. Zeitung 1892, p. 192; Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 265; Correns, Festschrift f. Schwendener 1899, p. 385. Eine zusammenfassende Darstellung der Orientirungsbewegungen der Blüthen, die zumeist in den Blüthenstielen und Inflorescenzachsen ausgeführt werden, hat Noll (Arbeit. des bot. Instit. in Würzburg 1885—87, Bd. III, p. 189 u. 315) geliefert[2]). Ferner

1) Vgl. diesen Bd. II, p. 686, u. die dort citirte Lit. Bei Noll (l. c. p. 358) und bei Schwendener u. Krabbe (l. c. p. 320) sind weitere Argumente gegen die Auffassung von de Vries zu finden. Wenn nach der Entfernung des Blattpaares die Drehung des Internodiums unterbleibt, so muss dieses entweder durch eine Veränderung der Reizstimmung im Internodium oder durch den Ausfall eines von den Blättern ausgehenden, directiven Reizes veranlasst werden (siehe Bd. II, p. 614 Anmerk.). Wie es kommt, dass nach de Vries (l. c.) bei Philadelphus die Internodiumstorsion durch Entfernung des oberen, aber nicht durch Entfernung des unteren Blattes aufgehoben wird, ist näher zu untersuchen. — Nach de Vries (l. c. p. 272) unterbleibt die Torsion an den entblätterten Zweigen von Ulmus und Celtis, während nach Czapek (Jahrb. f. wiss. Botan. 1898, Bd. 32, p. 288) auch die entblätterten Zweige von Taxus und Picea excelsa tordiren. Sicherlich beruht auch die Orientirungstorsion der ersten Internodien der plagiotropen Zweige von Ulmus, Carpinus, Tilia etc. (vgl. Frank, l. c. p. 9, 31; Goebel, Organographie 1901, p. 58, 82) nicht auf einer rein mechanischen Wirkung der Belastung, eine Ansicht, für die neuerdings Baranetzky (vgl. II, p. 689 Anm.) eingetreten ist.

2) Ausserdem siehe besonders Wiesner, Biolog. Centralbl. 1901, Bd. 21, p. 801.

sind die Orientirungsbewegungen einiger dorsiventralen Blüthen in diesem Paragraphen kurz berücksichtigt. Ausserdem sind Angaben über die tropistische Empfindlichkeit einiger Blüthenstiele, sowie über den Stimmungswechsel in § 109, 110, 112, 121, 122, 79, 80 etc. zu finden.

Bei vielen photometrischen Blättern wird durch die **Steigerung der Lichtintensität** (bei directer Besonnung) eine gewisse Hebung, Senkung oder auch eine Drehung veranlasst, durch die in zweckentsprechender Weise erzielt wird, dass die Lichtstrahlen nun nicht mehr (wie bei günstiger Beleuchtung) senkrecht, sondern in einem mehr oder weniger spitzen Winkel gegen die Blattoberseite gerichtet sind[1]). Ein solches Verhalten ist z. B. sehr schön bei dem Fiederblatt von Robinia pseudacacia zu beobachten. Denn die Blättchen, welche bei mässiger Beleuchtung in einer Ebene ausgebreitet sind, führen bei Insolation eine positiv gerichtete heliotropische Bewegung aus, die bei intensiver Besonnung so weit geht, dass beinahe eine parallelophototrope Lage (also nahezu Profilstellung) erreicht wird, und zwar wird dieses Resultat auch dann erzielt, wenn die Sonnenstrahlen nicht gegen die Oberseite, sondern gegen die Unterseite des Blattes und der Blättchen gelenkt werden. In gleichem Sinne, jedoch nicht immer in so ansehnlichem Grade, scheinen alle mit Variationsgelenken versehenen Blätter (II, p. 488) zu reagiren.

Aber auch bei den auf Wachsthumskrümmungen angewiesenen photometrischen Blättern wirkt die Besonnung in der besagten Weise, wenn die Blätter auch zumeist nur eine mässige Neigung gegen die Lichtrichtung und nur in einzelnen Fällen eine Profilstellung annehmen, die bei Lactuca virosa, Silphium laciniatum und einigen anderen Pflanzen durch Drehung in der Blattbasis erzielt wird. Da diese Orientirung (durch welche also die Lamina des klinotropen Blattes vertical und parallel zur Lichtrichtung gestellt wird) besonders durch die intensive Mittagsonne bewirkt wird, so findet man bei diesen sog. Compasspflanzen an sonnigen Standorten die Blätter nach Nord und Süd gerichtet, während an schattigen Standorten sowohl diese Orientirung, als auch die Profilstellung nicht ausgebildet werden[2]).

Ferner die in diesem Bd. II, p. 686 citirten Schriften von Schwendener u. Krabbe, Oltmanns, Czapek, sowie Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, Bd. 17, p. 297; 1893, Bd. 25, p. 179; J. Schaffner, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 76, p. 22 (Helianthus); R. Meissner, Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 1.

1) Allgemeines über die Veränderung der Gleichgewichtslage mit der Lichtintensität siehe II, § 112, 124. Näheres über die Orientirung der Blätter findet sich in den II, p. 686 Anm. citirten Schriften von Wiesner und Oltmanns, sowie in Bezug auf die Variationsgelenke in den Bd. II, p. 488 Anm. angegebenen Arbeiten. — Analog wie Blätter verhalten sich auch der Thallus von Marchantia, die Farnprothallien (II, p. 679), sowie solche Sprosse und Sprosssysteme, die ähnlich wie ein Blatt reagiren. (Ueber die Sprosssysteme von Biota siehe Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 32, p. 268.) — Ueber die analogen Orientirungsbewegungen des Chlorophyllkörpers von Mougeotia siehe II, § 146.

2) Stahl, Ueber sogenannte Compasspflanzen 1881 (Sep. a. d. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 15); Oltmanns, Flora 1892, p. 248; Ch. Bay, Botanic. Gazette 1894, Bd. 19, p. 251.

Wenn man auch in diesen und anderen Fällen aus der bestimmten Stellung der Organe gegen die Lichtrichtung schliessen darf, dass es sich in der Hauptsache um eine phototropische Orientirung (in unserem Sinne) handelt, so bleibt doch unentschieden, in wie weit durch die Steigerung der Lichtintensität auch thermonastische, photonastische und anderweitige Reactionen hervorgerufen werden. Dass solche Reactionen auch bei intensiver Beleuchtung die Gleichgewichtslage in erheblichem Grade modificiren können, ist schon früher gezeigt worden (II, § 97, 99). Bei dieser Gelegenheit (II, p. 488) ist bereits dargethan, dass und warum, wenigstens bei Robinia, die Profilstellung der Blättchen nicht durch die Wärmewirkung der Sonnenstrahlen verursacht wird.

Kapitel XIV.

Locomotorische Bewegungen und Plasmabewegungen.

Abschnitt I.

Verlauf und Mechanik der Bewegungen.

§ 133. Allgemeines.

Alle diejenigen Pflanzen und Pflanzentheile, die nicht an das Substrat fixirt sind, können natürlich durch Wasser und Wind weithin fortbewegt werden. Eine eigentliche active Ortsbewegung ist indess bei Blüthenpflanzen (abgesehen von den Samenfäden einiger Gymnospermen) nicht bekannt, und wird auch bei den Gefässcryptogamen und Farnen nur bei den Samenfäden gefunden. Unter den Pilzen, besonders aber unter den Algen giebt es indess zahlreiche Arten, die zu Vermehrungszwecken Schwärmzellen produciren, und bei vielen Volvocineen, Flagellaten, Bacterien, Diatomeen, Myxomyceten wird die Befähigung zur activen Ortsbewegung nur bei der Bildung von gewissen Dauerzuständen und Fortpflanzungsmitteln eingestellt[1]).

Bei den meisten activen Locomotionen handelt es sich um Organismen (Schwärmzellen), die mit Hilfe von Cilien (Wimpern, Flagellen, Geisseln) im Wasser herumschwimmen (Schwimmbewegungen). Jedoch giebt es auch Organismen, die ein festes Substrat als Stützpunkt für ihre kriechende oder gleitende

---

1) Dass gewissen Pflanzen freie active Ortsbewegung zukommt, ist allbekannt. Ferner ist schon früher hervorgehoben worden, dass auch in Bezug auf Sensibilität, Stoffwechsel etc. kein bestimmter Unterschied zwischen Pflanzen und niederen Thieren besteht. Vgl. z. B. Bd. I, p. 275; II, p. 354.

Ortsbewegung benützen. Je nachdem dann die Locomotion durch amöboide Bewegungen oder in irgend einer Weise ohne solche Formänderungen des Körpers erzielt wird, pflegt man amöboide Ortsbewegungen und (nicht amöboide) Gleit- oder Kriechbewegungen zu unterscheiden. Während solche Locomotionen von gewissen Pflanzen, und zwar theilweise unter Wasser, theilweise auf feuchtem Substrate (also an der Luft), ausgeführt werden, ist, so weit wir wissen, kein vegetabilischer Organismus zu einer realen, activen Flugbewegung in der Luft befähigt.

Die genannten Typen sind übrigens nicht scharf geschieden. So kann sich der Schwärmer eines Myxomyceten abwechselnd oder gleichzeitig durch amöboide und Cilien-Thätigkeit fortbewegen. Zudem giebt es Uebergänge zwischen den transitorisch auftretenden Pseudopodien und den typischen Cilien. Ferner sind z. B. Infusorien bekannt, die abwechselnd frei schwimmen oder an einem festen Substrate mit Hilfe von Cilien kriechen (laufen). Ueberhaupt wird an Stelle der angestrebten Schwimmbewegung eine Gleitbewegung treten, wenn der Organismus derartig (durch Schleim etc.) an das Substrat befestigt ist, dass durch die motorische Energie der Cilien wohl ein Fortgleiten an dem Substrate, aber kein Abreissen von diesem erzielt wird.

Auch zwischen den activen Bewegungen der festgewurzelten und der freibeweglichen Organismen giebt es Bindeglieder. Denn wenn z. B. eine Schwärmzelle mit der Basis einem Substrate anhaftet, vermag sie, analog wie eine festgewurzelte Pflanze, nur Neigungs- und Beugungsbewegungen auszuführen (II, § 76, 107, 142). Ferner lässt sich darüber streiten, ob man das Fortrücken, welches bei gewissen Desmidiaceen durch die Ausscheidung eines Gallertstieles vermittelt wird, als eine freie Locomotion oder als ein Fortschieben ansehen will, das bei der festsitzenden Pflanze durch eine intercalare Vegetationszone bewirkt wird (II, p. 11). Ausserdem ist bekannt, dass durch die autonomen Wachsthumskrümmungen die Fortschiebung des Fadens einer Spirogyra etc., sowie eine bestimmte Gruppirung der Fäden in einem Algenbüschel erzielt werden kann (II, § 79, 135).

Zu Schwimm- und Gleitbewegungen sind auch die Dermatoplasten befähigt, während die Umkleidung mit einer starren Zellhaut die amöboiden Ortsbewegungen unmöglich macht, sofern nicht extramembranöses Plasma vorhanden ist (vgl. Kap. XI, § 76, 135). Innerhalb des von der Zellhaut umgrenzten Raumes spielen sich aber im Protoplasma mannigfache Bewegungen ab, die durch lebhaftes Strömen, durch langsame Lagenänderung der Organe, durch amöboide Ausgestaltungen gegen den Zellsaft u. s. w. bemerklich werden. Irgend welche sichtbare Bewegungen fehlen wohl nie, wenn sie auch zuweilen so langsam sind, dass man erst nach längerer Zeit eine kleine Verschiebung erkennen kann. Aber auch wenn das nicht möglich sein sollte, so wissen wir doch, dass mit dem ununterbrochen thätigen Stoffwechsel, d. h. mit der Aufnahme und der Ausgabe, sowie mit dem Umsatz und der Zertrümmerung der Stoffe, eine nie rastende Bewegungsthätigkeit verknüpft ist. Alles das geht auch in der wachsenden Zelle vor sich, in der durch das Flächenwachsthum und die Ausgestaltung der Wandung zugleich der Raum für die Bewegung und die Umrissänderung des der Zellhaut angepressten Protoplasten geschaffen wird. Zudem werden uns in der Kern- und Zelltheilung besondere Bewegungsvorgänge im Protoplasma vorgeführt (II, § 12).

Naturgemäss muss mit einer lebhaften Wachsthums- oder anderweitigen Thätigkeit nicht eine ausgiebige Realisirung derjenigen Bewegungsthätigkeiten verknüpft sein, denen andere Aufgaben zufallen. So sei nur darauf hingewiesen, dass z. B. in dem sehr thätigen Urmeristem die Plasmaströmung zu fehlen pflegt, die sich vielfach in ausgewachsenen Zellen, auch in minder thätigen, findet und oft bis an das Lebensende anhält, in anderen Zellen aber sogar nicht durch die lebhafteste Stoffwechsel- und Athmungsthätigkeit erweckt wird.

Wir halten uns hier allein an die activen Locomotionen, die durch die physiologische Eigenthätigkeit des Objectes erzielt werden. Wir gehen also nicht auf diejenigen Vorgänge ein, in welchen die vom Organismus geschaffenen lebenden oder todten Organe etc. rein mechanisch durch Wasser, Wind, durch Quellungsbewegungen (II, § 106) etc. bewegt und fortbewegt werden. Zu diesen Vorgängen gehört unter anderm auch das Fortschleudern von Samen etc.; selbst dann, wenn es durch den Ausgleich von Spannungen bewirkt wird, die durch die vitale Thätigkeit hergestellt wurden. Eine passive Bewegung liegt auch dann vor, wenn durch adhärirende Gasblasen verursacht wird, dass die specifisch schwereren Algenfäden im Wasser aufsteigen. Entstehen diese Gasblasen durch die Kohlensäureassimilation (I, p. 291), so werden allerdings die physikalischen Aufsteigbedingungen durch die physiologische Thätigkeit geschaffen. Das ist ebenso der Fall, wenn das specifische Gewicht durch die Ausbildung von lufterfüllten Intercellularräumen vermindert und hierdurch z. B. das Aufsteigen von Sprossen bewirkt wird, die sich aus Ruheknospen entwickeln, welche im Herbst, in Folge ihres höheren specifischen Gewichtes, auf den Boden des Gewässers sanken[1]). Finden sich aber, wie es bei einigen niederen Organismen der Fall ist, in dem Protoplasten Gasvacuolen[2]), so ist es wohl möglich, dass die Vergrösserung und Verkleinerung dieser Gasblasen benutzt wird, um selbstthätig eine Hebung und Senkung des im Wasser lebenden Organismus zu verursachen.

Für die mechanische Hebung und Senkung, sowie für die Fortbewegung in Luft oder Wasser, kommen allerdings nicht allein das specifische Gewicht, sondern ebenso verschiedene andere Factoren in Betracht, zu denen insbesondere auch die Gestaltung des Körpers (Durchmesser, Grösse der Oberfläche etc.) zählen. Es wird dieses nicht nur durch die mit Flughaaren etc. ausgerüsteten Samen demonstrirt, die schon durch eine leichte Luftbewegung in die Höhe gehoben und fortgetrieben werden, sondern auch durch die Staubtheilchen, die man in einem Lichtstrahle tanzen sieht, welche sich also nur langsam senken und durch leichte

---

1) Vgl. z. B. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen 1893, Th. II, p. 356. — Ueber die äussere Arbeitsleistung bei Bildung der Intercellularräume siehe Pfeffer, Energetik 1892, p. 232.

2) Ueber Gasvacuolen siehe Th. W. Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1869, Bd. 2, p. 307; H. Klebahn, Flora 1895, p. 241; S. Strodtmann, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 113; L. Celakovsky, Ueber den Einfluss des Sauerstoffmangels auf die Bewegung einiger aeroben Organismen 1898, p. 21 (Separat. a. Bullet. internationale de l'Academie de Bohème); N. Wille, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 207, 257. [H. Molisch, Bot. Ztg. 1903, p. 47; G. Hinze, Ber. d. bot. Gesellsch. 1903 p. 394.] — In wie weit durch Abnahme oder Zunahme der im Zellsafte oder im Protoplasma gelösten Stoffe eine gewisse Verminderung oder Vergrösserung des specifischen Gewichtes eines Organismus erzielt und dadurch die Schwebfähigkeit modificirt wird, muss ich dahingestellt lassen. Vgl. K. Brandt, Biolog. Centralbl. 1895, Bd. 15, p. 855; F. Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 680.

Luftbewegungen schwebend erhalten werden[1]. Indess ist es nicht unsere Aufgabe, auf diese Verhältnisse und auf die physikalischen Bedingungen einzugehen, die es mit sich bringen, dass schon durch eine schwache Wasserbewegung das Sinken von kleinen (specifisch schwereren), submersen Gebilden verhindert bezw. überwunden werden kann.

Diese und andere mechanische Vorgänge sind aber bekanntlich von hoher ökologischer Bedeutung[2]. Denn die Samen, die Pollenkörner, die Sporen, die Bacterien u. s. w. werden durch die mechanische Wirkung des Windes, des Wassers etc. oft weithin verbreitet und an Orte geführt, an welchen sie sich entwickeln und wirken können. Auf diese Weise wird auch die Beförderung der selbstbeweglichen Organismen auf grössere Distanzen vermittelt, da durch die Eigenbewegung, bei ihrer absolut geringen Schnelligkeit (II, § 134), nur verhältnissmässig geringe Wegstrecken zurückgelegt werden. In dem engeren Raume können dann allerdings die Eigenbewegungen von wesentlicher Bedeutung sein, um die Organismen an die Stellen zu führen, wo sie die besten Bedingungen für ihre Ernährung oder für ihr Wirken finden.

§ 134. Schwimmbewegungen mit Hilfe von Cilien.

Das freie Herumschwimmen wird bei den vegetabilischen Organismen, ebenso wie bei den Infusorien etc., zumeist durch die active Bewegungsthätigkeit von Cilien, d. h. von feinen, haarförmigen, plasmatischen Fortsätzen (Organen) erzielt. Bieten diese Cilien bei den animalischen Organismen im allgemeinen eine mannigfachere Ausgestaltung und Differencirung, so finden sich doch auch bei den Pflanzen z. B. Verschiedenheiten darin, dass einige oder zahlreiche Cilien vorhanden sind, dass diese einzeln oder büschelförmig an ein, zwei oder mehreren Stellen inserirt oder über den ganzen Körper vertheilt sind. Da es aber alle möglichen Abstufungen giebt, so ist natürlich keine scharfe Grenze gezogen, wenn man die localisirt und dann meist in mässiger Zahl auftretenden Cilien als Geisseln oder Flagellen, die ein grösseres Flächenstück bedeckenden und dann meist zahlreichen und kürzeren Cilien als Wimpern oder Flimmern bezeichnet[3].

Bei Chlamydomonas, sowie bei vielen sexuellen und asexuellen Schwärmzellen der Algen, sind z. B. zwei, bei den vegetativen Schwärmern von

---

1) Näheres bei Nägeli, Sitzungsber. d. Bayerisch. Akademie 1879, p. 389; W. Ostwald, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 596. — Für die Vertheilung kleiner Organismen in Wasser, somit auch des Planktons, kommen, neben den rein physikalischen Factoren, natürlich auch die eigene Bewegungsthätigkeit, sowie die directiven und anderweitigen physiologischen Reactionen in Betracht. — Ueber die sogenannte Brown'sche Körnchen- oder Molekularbewegung vgl. F. M. Exner, Annal. d. Physik 1901, (4), II, 4, p. 843; O. Lehmann, Molekularphysik 1889, Bd. I, p. 264; Bd. II, p. 7. — Sofern Samen, Sporen etc. nicht benetzt werden, können sie natürlich, trotz ihres höheren specifischen Gewichtes, auf dem Wasser schwimmen. Vgl. Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 105; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 377.

2) Vgl. hierüber z. B. F. Ludwig, Biologie d. Pflanzen 1895.

3) Vgl. z. B. O. Hertwig, Die Zelle u. die Gewebe 1893, p. 64. — Ueber Pseudopodien vgl. II, § 186.

Oedogonium aber zahlreiche Geisseln um den hyalinen Keimfleck (Mundfleck) gruppirt[1]). Während sich bei diesen radiären Objecten der Keimfleck und die Cilien an dem einen Ende des eiförmigen Organismus finden, sind sie unter anderm bei den dorsiventralen Peridineen und Schwärmzellen der Phaeophyceen seitlich inserirt. Allseitig mit Wimpern bedeckt sind die vegetativen Schwärmzellen von Vaucheria[2]), sowie Pandorina, Volvox etc., die freilich durch die Vereinigung von zahlreichen, zweiwimperigen Schwärmzellen zu einem Individuum (Coenobium) gebildet werden. Dasselbe gilt auch für Gonium (Volvocinee), bei dem durch die parallele und gleichsinnige Orientirung der einzelnen Zellen ein Organismus von tafelförmiger Gestalt formirt ist.

Verschiedenartige Gruppirungen der Cilien zeigen ferner die Bacterienarten, die entweder an einem oder an beiden Polen eine Geissel oder ein Geisselbüschel tragen oder allseitig (diffus) bewimpert sind. Wie die zumeist bipolar bewimperten Spirillen, so sind unter anderm auch die Samenfäden der Farne Schwärmzellen von schraubenförmiger Gestalt, bei denen aber nur das Vorderende (diffus) mit Cilien besetzt ist. Dagegen ist z. B. das Vorderende des stabförmigen Samenfadens der Muscineen nur mit zwei Cilien ausgerüstet.

Einige der genannten Schwärmer besitzen Cilien von ungleicher Grösse und bei verschiedenen Flagellaten, Peridineen u. s. w. wird zudem eine functionelle Differenz dadurch angezeigt, dass die eine Geissel während des Schwimmens vorwärts, die andere (die sog. Schleppgeissel) rückwärts gerichtet ist. In ausgedehnterer Weise wird aber eine formale und functionelle Differenz bei animalischen Organismen gefunden, bei denen in gewissen Fällen, neben den locomotorisch thätigen Geisseln, auch Cilien vorkommen, die als Tastorgane functioniren. Ferner hat bei den höheren Thieren das Flimmerepithel nicht mehr die Locomotion des ganzen Organismus, sondern andere motorische Functionen zu vollbringen.

Bis dahin haben sich bei allen freischwimmenden Organismen Cilien nachweisen lassen. Diese werden aber als die motorischen Organe dadurch gekennzeichnet, dass sie sehr lebhaft und energisch hin- und herschwingen, und dass die Schwimmbewegung des Schwärmers aufhört, wenn die Cilien nicht arbeiten oder in irgend einer Weise entfernt sind[3]). Allerdings kann bei

---

1) Näheres ist in den verschiedenen Lehrbüchern und Specialarbeiten zu finden. Genannt mögen hier u. a. sein: Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 28; Falkenberg in Schenk's Handbuch d. Botanik 1882, Bd. 2, p. 194 (Algen); Zopf, Die Pilze 1890, p. 61 ff.; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 84 (Bacterien). W. Migula, System d. Bacterien 1897, Bd. I, p. 97; D. Ellis, Centralbl. f. Bacteriolog. 2. Abth. 1903. Bd. 9, p. 546; Ueber animalische Organismen und gewisse niedere Algen vgl. O. Bütschli, Die Protozoen, 1880—1889; Ueber Flagellaten, Peridineen siehe auch A. Fischer, Jahrb. für wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 230; Fr. Schütt, Die Peridineen d. Planktonexpedition 1895, p. 111.

2) Vgl. über diese E. Strasburger, Histologische Beiträge 1900, Heft 6, p. 187.

3) Ein Abreissen der Cilien gelingt öfters durch kräftiges Schütteln (Strasburger, Wirkung des Lichtes u. der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 6). Ferner führt nur der bewimperte Theil Schwärmbewegungen aus, wenn eine Schwärmzelle, wie es zuweilen vorkommt, bei dem Austreten aus dem Zoosporangium in zwei Stücke zerreisst. (Vgl. Hofmeister, l. c. p. 29, u. die hier citirte Lit.)

den kleineren Bacterien die Action der Cilien nicht direct verfolgt werden. Indess ist anzunehmen, dass auch das Schwimmen dieser winzigen Organismen durch die Bewegungsthätigkeit der Cilien bewirkt wird[1]). Ueberhaupt hat man in keinem bekannten Falle Grund zu der Annahme, dass das freie, active Herumschwimmen eines vegetabilischen Organismus auf andere Weise zu Stande kommt. Auch bei den Schwärmzellen der Myxomyceten wird das Schwimmen durch die Action der in Einzahl vorhandenen Cilie[2]), also nicht durch die gleichzeitige amöboide Bewegungsthätigkeit erzielt. Eine solche fehlt übrigens zumeist auch bei denjenigen Schwärmern, die nicht mit einer starren Zellhaut umkleidet sind.

Bei dem Schwimmen, das in der Regel mit einer Drehung um die eigene Achse verknüpft ist, geht bei den einseitig bewimperten Organismen in den meisten Fällen das bewimperte Ende voraus[3]). Während also unter diesen Umständen die Cilien derart thätig sind, dass sie den Körper des Schwärmers nachziehen, müssen dieselben fortstossend wirken, wenn sie sich während der Bewegung am hinteren Ende befinden. Dieses ist unter anderm bei Chytridium vorax[4]) sowie bei Polyphagus euglenae[5]) der Fall und dürfte noch öfters vorkommen, da ein solcher Bewegungsvorgang z. B. bei animalischen Samenfäden verbreitet ist[6]).

Allgemein, also auch bei den allseitig bewimperten Organismen, pflegt eine bestimmte Beziehung zwischen der Richtung der Hauptachse und der Bewegung zu bestehen. So geht z. B. bei Volvox[7]) der vegetative Pol voraus, und bei den ellipsoidischen Schwärmsporen von Vaucheria sowie bei den (äquipolaren) ellipsoidischen Exemplaren von Pandorina[8]) fallen die Längs-

1) Als motorische Organe wurden die Cilien bereits von Unger (Die Pflanze im Momente der Thierwerdung 1843, p. 93) angesprochen. Die einstige Auffassung Nägeli's (Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 22), die Wimpern seien nur passiv bewegt, wurde von C. Th. v. Siebold (Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1849, I, p. 287) widerlegt. Auch die Annahme einiger Forscher, das Schwimmen der Bacterien komme ohne Cilien zu Stande, ist der Hauptsache nach schon durch den Nachweis der Cilien bei diesen Organismen hinfällig geworden (vgl. A. Fischer, sowie Migula, l. c.). Ob sich die Schwärmzellen von Erythotrichia, wie es Berthold (Protoplasmamechanik 1886, p. 125) annimmt, ohne Cilien bewegen, muss ich dahingestellt lassen. Unmöglich ist es ja nicht, dass auch durch Hervorstossen von Wasser oder auf andere Weise ein actives Herumschwimmen erzielt wird. — Ueber das Kriechen der Schwärmer von Chromophyton Rosanoffii an der Wasserfläche vgl. Woronin, Bot. Ztg. 1880, p. 630. — Ueber Desmidieen, Diatomeen, Oscillarien etc. vgl. II, § 135.

2) Näheres bei H. Plenge, Verhandl. d. naturh. medic. Vereins in Heidelberg 1899, N. F. Bd. 6, p. 216. — Einige weitere Beispiele für eine gewisse amöboide Bewegung sind z. B. bei Kolkwitz (Bot. Centralbl. 1897, Bd. 70, p. 186), sowie in der auf Schwärmzellen und Samenfäden bezüglichen Literatur zu finden. — Ausserdem ist bekanntlich Euglena zu metabolischer Gestaltung befähigt. — Ueber mechanische Gestaltänderungen von Samenfäden vgl. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 394.

3) Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1880, Heft 2, p. 96, sowie die auf der vorigen Seite citirte Literatur.

4) Strasburger, Die Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 13.

5) L. Nowakowski, Cohn's Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 208.

6) O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 65.

7) Overton, Botan. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 68.

8) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. I, p. 448. — Eben-

achse des Körpers und die Bewegungsrichtung zusammen. In diesen Fällen müssen also die dauernd thätigen Cilien in harmonischer Weise zusammenwirken, da keine Fortbewegung zu Stande käme, wenn der Schwärmer durch die motorische Thätigkeit der Cilien mit derselben Energie nach allen Seiten gezogen würde.

Gleiches gilt für die allseitig und ebenso für die bipolar bewimperten Bacterien, unter denen sich z. B. Spirillum undula abwechselnd vorwärts und rückwärts, also so bewegt, dass einige Zeit der eine und, nach einer Ruhepause, der andere Pol vorausgeht[1]). Ob dieses dadurch erzielt wird, dass sich die beiden polaren Cilienbüschel unterstützen, dass also ein jedes Cilienbüschel abwechselnd einen vorwärts und einen rückwärts gerichteten Impuls ertheilt, oder ob alternirend die eine oder die andere Ciliengruppe motorisch thätig ist, muss empirisch entschieden werden. Uebrigens fällt in diesen und anderen Fällen die Hauptachse des Körpers entweder mit der geraden oder der gekrümmten Bewegungsbahn zusammen, oder es bewegt sich der Organismus in einer Schraubenlinie um eine ideelle Achse. Dabei ist dann die Achse des (sich dauernd um seine Längsachse drehenden) Organismus entweder parallel oder schief zur ideellen Achse der Bewegungsbahn gestellt[2]).

In jedem Falle handelt es sich bei der Thätigkeit der Cilien um autogene Bewegungen, die, ebenso wie andere autonome Bewegungen (bei Constanz der Aussenbedingungen), entweder continuirlich in demselben Rhythmus fortschreiten, oder die selbstregulatorisch zeitweise (periodisch) sistirt oder umgekehrt werden[3]). Ebenso wie bei anderen Bewegungen kann durch die äusseren Verhältnisse eine Modification der Wimperthätigkeit und unter Umständen eine Umkehrung der Bewegungsrichtung veranlasst werden. Ein solcher Erfolg mag gelegentlich durch eine (autogene oder aitiogene) Veränderung der Orientierung der Cilien gegenüber der Körperachse verursacht werden. Vielleicht beruht es hierauf, dass sich Paramaecium nach Loeb[4]) in umgekehrter Richtung bewegt, wenn es in eine 0,4—0,7 proc. Chlornatriumlösung übertragen wird. Ferner hat bei gewissen Organismen das Anstossen an einen festen Körper zur Folge, dass der Schwärmer (unter Umkehrung der Rotation um die eigene Achse) ein wenig zurückweicht, um dann wieder die normale Rotation und Bewegungs-

---

so ist es bei Gonium, bei welchem die Längsachse des Körpers die kürzere Achse der Colonie ist. — Ueber Stephanosphaera siehe Cohn, Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1853, Bd. 4, p. 84.

1) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 591; Migula, System d. Bacterien 1897, Bd. 1, p. 108. — Eine intermittirende Bewegung ist übrigens für verschiedenartige Schwärmorganismen bekannt. Siehe z. B. Bütschli, Die Protozoen 1880—1889, p. 850.

2) Näheres bei Nägeli, l. c. Vgl. auch Bütschli, l. c. p. 850. — Ueber die Bedeutung der Körperdrehung bei asymmetrischen Organismen vgl. H. S. Jennings, The American Naturalist 1901, Bd. 35, p. 369.

3) Bd. II, § 79 u. 82. Vgl. ferner in Bezug auf amöboide Bewegungen und Protoplasmaströmungen II, § 136, 138.

4) J. Loeb, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1897, Bd. 66, p. 538. Nach A. Pütter (Archiv f. Anatom. u. Physiolog., Physiolog. Abthl., Supplementband 1900, p. 297) dauert dieses Rückwärtsschwimmen nur so lange, bis sich Paramaecium an die Salzlösung accommodirt hat.

richtung anzunehmen, die ihn von neuem gegen die Glasplatte etc. führt[1]). In anderen Fällen setzt aber die Schwärmzelle die Drehung um die eigene Achse fort, wenn ihr durch eine Glasplatte etc. die Ausführung der angestrebten Vorwärtsbewegung unmöglich gemacht ist. Unter diesen Umständen verharrt nach Nägeli (l. c.) der Schwärmer auf demselben Punkte, wenn er sonst geradlinig fortschreitet, während er auf der Glasplatte Kreise etc. beschreibt, sofern er sich normalerweise um eine excentrische Achse (in einer schraubenförmigen Bahn) fortbewegt.

Während in den soeben behandelten Beispielen die fortschreitende, aber nicht die drehende Bewegung sistirt wird, kommt in anderen Fällen eine Aufhebung der Drehbewegung, ohne Sistirung der Locomotion, zu Stande. Das geschieht z. B., wenn der Organismus an einem festen Substrate fortgleitet oder fortkriecht[2]). Bei dem freischwimmenden Bodo saltans[3]) hat aber offenbar die nachenförmige Körperform (die Lage des Schwerpunktes) zur Folge, dass durch das Drehungsmoment, welches aus der Cilienthätigkeit resultirt, ein Hin- und Herschaukeln des Organismus, aber keine Rotation um die Körperachse bewirkt wird.

Da durch die Cilienthätigkeit gleichzeitig die Locomotion und die Drehbewegung verursacht werden, so ist es begreiflich, dass die letztere im allgemeinen keine Umkehrung erfährt, so lange der Schwärmer in derselben Richtung fortschreitet. Indess ist sehr wohl eine Modification der Wimperthätigkeit denkbar, durch die eine Umkehrung der Drehung ohne eine Veränderung der Bewegungsrichtung bewirkt wird. Allerdings sind die diesbezüglichen, zumeist auf beiläufigen Beobachtungen beruhenden Angaben mit Vorsicht aufzunehmen[4]). Jedoch scheint bei Gonium pectorale[5]) eine derartige Umkehrung der Drehrichtung sichergestellt zu sein.

Die Schnelligkeit und die Dauer der Bewegung sind natürlich im hohen Grade von den Aussenbedingungen abhängig (II, § 141). Während aber die Samenfäden, sowie diejenigen Schwärmzellen, die zur ungeschlechtlichen Vermehrung von Algen, Pilzen u. s. w. dienen, nach einer gewissen, unter Umständen nach kurzer Zeit zur Ruhe kommen (vgl. II, § 141), lässt sich bei den Bacterien, bei den Schwärmzellen der Myxomyceten, voraussichtlich auch bei Flagellaten, Volvocineen u. s. w. durch die Culturbedingungen erreichen,

---

1) Vgl. Nägeli, l. c.; Bütschli, l. c. p. 854; H. S. Jennings, Centralbl. für Physiol. 1900, Bd. 14, p. 106. — Ueber anderweitige Reizwirkungen beim Anstossen etc. vgl. II, § 158. Uebrigens wird beim Zurückprallen gewöhnlich die Lage des Organismus verändert, so dass er beim Vorwärtsgehen nach einer etwas anderen Richtung steuert und so das Auftreffen auf die Widerlage vermeidet.

2) Siehe Nägeli, l. c. p. 101; Bütschli, l. c. p. 853; Schütt, Die Peridineen d. Planktonexpedition 1895, p. 117; Jennings, American Naturalist 1901, Bd. 35, p. 372 u. s. w.

3) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Instit. zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 594.

4) Vgl. auch Bütschli, l. c. p. 853.

5) W. Migula, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 44, p. 104; Pfeffer, Unters. a. d. botan. Instit. zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 443. — Vgl. auch Nägeli, l. c. p. 97.

dass ein Ruhestadium nicht gebildet wird, dass sich also die Organismen während der Schwärmthätigkeit dauernd vermehren[1]).

Auch unter den günstigsten Bedingungen erreichen die beweglichsten vegetabilischen Schwärmer nicht die Bewegungsschnelligkeit flinker Infusorien, rücken also absolut nur langsam fort. Denn die grösste Schnelligkeit scheint 1 mm in 1 Sec. nicht zu überschreiten und oft 0,05 mm nicht zu erreichen[2]). Ein Schwärmer, der sich mit 0,2 mm in 1 Sec. bewegt, erscheint aber unter dem Mikroskop bei 300facher Vergrösserung schon recht flink, da er in 1 Sec. eine Wegstrecke von 60 mm zu durcheilen scheint, obgleich er factisch in 1 Stunde nur einen Weg von 720 mm zurücklegt. Relativ, d. h. im Verhältniss zu ihrer Körpergrösse, besitzen aber diese Organismen eine ansehnliche Bewegungsthätigkeit. Denn die flinken Schwärmer legen in 1 Sec. leicht das 2—3fache ihres Durchmessers zurück, während in 1 Sec. der Mensch (im Schritt) etwa die Hälfte seiner Länge, die Erde aber nur ca. $^1/_{420}$ ihres Durchmessers durcheilt[3]).

Da aber das Wasser, bei der geringen Grösse der Schwärmer, einen verhältnissmässig hohen Widerstand bietet (II, p. 698), so muss zur Fortbewegung dieser Organismen eine relativ hohe Energie entwickelt werden[4]). Thatsächlich vermögen die Schwärmzellen einen adhärirenden Körper mitzuschleppen, der ihre eigene Grösse übertrifft. Aus der Erfahrung aber, dass Chlamydomonas und Euglena erst dann der mechanischen Wirkung der Centrifugalkraft folgen, wenn diese 8 g überschreitet, bis dahin aber sich entgegen der Centrifugalwirkung negativ geotropisch bewegen, ist zu entnehmen, dass diese Organismen in Wasser etwa das achtfache ihres Körpergewichts zu heben vermögen[5]). Zu diesem Zwecke müssen also die beiden Cilien von Chlamydomonas, bezw. die eine Cilie von Euglena, eine Bewegungsenergie entwickeln, die der Leistung der einzelnen Wimper des Flimmerepithels[6]) nicht nachstehen dürfte. Diese Leistung ist verhältnissmässig ansehnlich im Vergleich zu einem Pferde, das etwa das einfache seines Körpergewichts zu heben vermag, während allerdings Insecten das 67fache ihres Körpergewichts zu bewältigen vermögen[7]). Uebrigens ist es begreiflich, dass die Thätigkeit der Cilien und damit die Locomotion des

---

1) Vgl. Bd. II, § 57; 133. — Ueber die Schwärmer der Myxomyceten vgl. Klebs. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 196.

2) Nach Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 30, legen die Schwärmer von Aethalium septicum in 1 Sec. 0,7—0,9 mm, die von Gonium pectorale 0,046 mm zurück. Weitere Angaben bei Nägeli, Bütschli u. s. w.; siehe auch II, § 148. — Die Gleitbewegungen (II, § 185), die amöboiden Bewegungen (II, § 186), die Plasmaströmung (II, § 138) erreichen die Schnelligkeit flinker Schwärmer nicht. Ebenso ist die schnellste Zuwachsbewegung relativ langsam II, § 5. [K. B. Lehmann, Centralbl. f. Bacteriol. 1903, II. Abth., Bd. 10, p. 545; Bacterien.]

3) Nägeli, l. c. p. 30. — Kleine Insecten entwickeln übrigens eine relativ viel ansehnlichere Schnelligkeit.

4) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 255.

5) Fr. Schwarz, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1884, p. 60. Nach P. Jensen (Centralbl. f. Physiol. 1893, Bd. 7, p. 568) hebt Paramaecium ca. das 9fache seines Gewichtes. Bei der Kleinheit dieser Organismen sind aber zur Hebung von 1 mgr 600 Paramaecien nöthig.

6) Vgl. hierüber Engelmann in Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. I. p. 392.

7) Siehe Jensen, l. c.

Schwärmers schon in zähflüssigen Medien sehr verlangsamt und in mässig consistenter Gelatine unmöglich gemacht wird[1]).

In jedem Falle sind die Cilien lebendige Organe, die durch entsprechendes Hervortreten aus der Leibessubstanz des Protoplasten formirt werden und nöthigenfalls ihren Weg durch die umhüllende Zellhaut finden[2]). Die Cilien entstehen also in analoger Weise wie die Pseudopodien, mit denen sie durch Bindeglieder verknüpft sind. Denn wie diese werden auch die Cilien bei gewissen Organismen wieder eingezogen[3]), und es ist also wohl als ein Zeichen einer höheren Differencirung und Individualisirung anzusehen, dass die typischen Cilien vielfach abgestossen werden, obgleich sie durch die Deformationserscheinungen zeigen, dass ihre ganze Masse aus lebendiger, plasmatischer Substanz besteht.

Wir haben indess nicht auf die Bauverhältnisse der aus Hyaloplasma formirten Cilien und ebenso nicht auf die Frage einzugehen, ob und in welchem Sinne die Entstehung der Cilien (ebenso die der Pseudopodien) von dem Zellkern, von Centrosomen oder von bestimmten Blepharoplasten abhängig ist[4]). Nach der Formirung sind aber die Cilien Organe, die ebenso wie andere plasmatische Gebilde selbstthätig und mit einer gewissen Autonomie arbeiten (I, p. 40). So ist es zu verstehen, dass die Wimperbewegung an kernfreien Stücken zunächst nicht stille steht und eine kurze Zeit sogar an isolirten Cilien fortgesetzt werden kann[5]).

Indess muss die Thätigkeit der Wimpern, im analogen Sinne wie die Thätigkeit anderer Organe und Partialfunctionen, dem Ganzen subordinirt sein (I, § 9; II, Kap. VII), damit das schon (II, p. 702) betonte, harmonische Zusammenwirken zu Stande kommt. Allerdings ist bei Pflanzen noch nicht näher verfolgt, in wie weit die Wimpern in concreten Fällen isochron oder in einem gewissen Phasenunterschied schwingen, und ob es z. B. durch die Richtungsänderung oder durch den Bewegungsmodus der Wimpern oder in anderer Weise erreicht wird, dass sich die Cilien von Volvox, Bacterien etc. in der (II, p. 702) angedeuteten Weise unterstützen. Zu diesem Zwecke müssen aber, wie leicht einzusehen ist, die Wimpern nicht gerade isochron arbeiten[6]). Thatsächlich be-

---

1) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 391.

2) Ueber die Entstehung der Cilien vgl. Zimmermann, Beihefte z. botan. Centralbl. 1894, Bd. 4, p. 169; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1894, Bd. 26, p. 207; 1895, Bd. 27, p. 34, 126; Strasburger, Histologische Beiträge 1900, Heft 6, p. 188; Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p 520; A. Plenge, Verhandl. d. naturhist.-medic. Vereins in Heidelberg 1899, N. F. Bd. 6, p. 218; R. Hertwig, Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. 1, p. 22, u. die an diesen Stellen citirte Lit. [H. N. Maier, Archiv f. Protistenkunde 1903, Bd. 2, p. 73.]

3) Beispiele bei Strasburger 1901, l. c. p. 521. Nach Rothert (Bericht. d. bot. Gesellsch. 1894, p. 277) werden bei den Schwärmsporen von Saprolegnia die Cilien des ersten, aber nicht die des zweiten Schwärmstadiums eingezogen. Ueber Pseudopodien vgl. Plenge, l. c.; O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 26 etc.; Verworn, Allgem. Physiologie 1901, III. Aufl. p. 248, sowie Bd. II, § 136 u. s. w. — Ueber typische Pseudopodien von Amoeba radiosa, die wie Cilien schwingen, vgl. Bütschli, l. c. p. 856.

4) Näheres in der in Anmerkung 2 citirten Lit.

5) Thatsachen und Literaturangaben bei A. Fischer 1895, l. c. p. 73; Plenge, l. c. p. 261, vgl. auch dieses Buch, Bd. I, p. 44. — Ueber Infusorien vgl. ferner Verworn, Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 169; A. Fischer, l. c.; H. S. Jennings u. Cl. Jamieson, Biological Bulletin 1902, Bd. 3, p. 225.

6) Ueber Volvox vgl. L. Klein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 20, p. 162; W. Migula, Bot. Centralbl. 1890, Bd. 44, p. 104. — Nach Migula arbeiten die Cilien der

steht keine Isochronie bei den Cilien des Flimmerepithels und der dicht bewimperten Infusorien, deren Bewegungen an ein wogendes Kornfeld erinnern, weil die Wimpern zwar in demselben Rhythmus und in derselben Richtung schwingen, aber eine jede folgende Wimper etwas später in die Bewegungsphase der vorausgehenden Wimper tritt. Bei den dicht bewimperten Infusorien ist aber festgestellt, dass dieser wellenförmige Rhythmus auch nach der Entfernung des Kernes eingehalten, und dass die wechselseitige Regulation durch das Ectoplasma vermittelt wird[1]). Es folgt dieses daraus, dass sich die Regulation nicht über eine Einschnittstelle fortpflanzt, während sich an einem abgetrennten Ectoplasmastücke der besagte harmonische Rhythmus erhält.

Mechanik der Cilien. Um zu präcisiren, wie durch die Motion der Cilien die fortbewegende Componente gewonnen wird, ist eine genauere Kenntniss des Bewegungsverlaufes nothwendig, als sie uns, abgesehen von der typischen Flimmerbewegung, zur Verfügung steht. Bei dieser wird dadurch, dass sich die in einer Ebene schwingenden Wimpern schnell rückwärts schlagen und dann langsamer in die Ausgangslage zurückkehren (also in analoger Weise wie durch die entsprechende Bewegung eines Ruders), die Vorwärtsbewegung des Organismus erzielt[2]). Es ist leicht einzusehen, dass mit einer solchen Mechanik eine Drehung des Schwärmers um die eigene Achse nicht verknüpft sein muss, dass aber eine solche Drehung sowohl durch die Körperform des fortbewegten Objectes, als auch durch die Richtung und den Modus der Cilienbewegung verursacht werden kann.

Bis dahin ist nicht sichergestellt, ob die typische Flimmerbewegung bei vegetabilischen Schwärmern vorkommt. Bei diesen, sowie auch bei der Mehrzahl der animalischen Schwärmzellen scheint sich vielmehr zumeist eine jede Geissel in den auf einander folgenden Zonen successive in der Weise zu krümmen, dass sie in ähnlicher Weise eine schraubenförmige Wellenbewegung ausführt, wie ein Tau, durch das man vermittelst geeigneter Schwingungen oder Stösse Spiralwellen schickt[3]). Eine solche Bewegung macht natürlich in der Gesichtsfeldebene des Mikroskopes den Eindruck eines wellenförmigen Hin- und Her-

---

einzelnen Zellen eines Gonium nicht so gleichmässig und harmonisch wie bei Volvox. Obgleich bei Volvox, aber nicht bei Gonium, Plasmaverbindungen zwischen den einzelnen Zellen nachgewiesen sind, folgt daraus noch nicht, dass dieselben bei Gonium fehlen. Aus einer Disharmonie der Wimperbewegungen kann man aber nicht ohne weiteres auf die Nichtexistenz von Plasmaverbindungen schliessen. Ueber die Plasmaverbindungen bei Volvox etc. vgl. Kohl, Beihefte z. botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 345, sowie Klein l. c.; Migula l. c.; Goebel, Organographie 1901, p. 22.

1) Verworn, Psycho-physiol. Protistenstudien 1889, p. 183. — Ueber die Flimmerbewegungen vgl. auch Engelmann in Hermann's Handbuch d. Physiologie 1879. Bd. 1, p. 385. — Ueber das Fortbestehen von tropistischer und anderer Reizbarkeit an den kernlosen Theilstücken vgl. II, § 154.

2) Vgl. Engelmann, sowie Verworn, l. c.; Bergel, Centralbl. f. Physiolog. 1900, Bd. 14, p. 34. Für animalische Samenfäden siehe auch V. Hensen, in Hermann's Handbuch d. Physiologie 1881, Bd. VI, Abth. 2, p. 90.

3) Näheres bei Bütschli, Die Protozoen 1880—89, p. 850; Schütt, Die Peridineen d. Planktonexpedition 1895, p. 119; R. Kolkwitz, Botan. Centralblatt 1897. Bd. 70, p. 185 u. die an diesen Stellen citirte Literatur. Vgl. auch Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 255. — Voraussichtlich werden bei dem Studium der Cilienbewegung photographische Momentaufnahmen, wie sie bereits von Marey (Compt. rend. 1892, Bd. 114, p. 989) bei starker Vergrösserung ausgeführt wurden, sehr werthvolle Dienste leisten.

schlängelns, das entweder nur in dem apicalen Theile oder auch in der ganzen Geissel ausgeführt wird. Jedoch lässt sich in vielen Fällen (insbesondere nach Verlangsamung der Bewegung durch Uebertragung in niedere Temperatur oder in ein zähflüssiges Medium) der spiralwellige Verlauf der Cilienbewegung deutlich erkennen. Zuweilen wird sogar von einer Cilie eine ansehnliche transitorische (oder bleibende), schraubenförmige Contraction vollbracht. Ausserdem giebt es Cilien, die augenscheinlich, sei es mit oder ohne spiralwellige Bewegung, Kegelschwingungen ausführen (d. h. kreisförmige oder elliptische Kegelflächen beschreiben). Bei den Peridineen scheint die eine Geissel wesentlich Kegelschwingungen, die andere spiralwellige Bewegungen zu machen (Schütt, l. c.). Beachtet man ferner, dass der Bewegungsmodus der Cilien zuweilen in sehr auffälliger Weise durch die Aussenbedingungen modificirt wird, so hat man umsomehr Grund zu der Annahme, dass der Bewegungsmodus nicht immer derselbe zu sein braucht.

Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, dass durch die spiralwellige Bewegung der Cilie oder der Cilien, in analoger Weise wie durch die Umdrehung der Schiffsschraube, eine Vorwärtsbewegung und zugleich eine Componente gewonnen werden kann, die den Schwärmer um seine eigene Achse zu drehen sucht. Ebenso wie bei der Schiffsschraube wird aber auch durch den Wechsel der Umdrehungsrichtung der Geisseln bewirkt werden können, dass der motorische Apparat den zu bewegenden Körper nachzieht oder vor sich hertreibt. Ausserdem würde durch eine geeignete rhythmische Wiederholung von Contractionen oder von Kegelschwingungen eine Schwimmbewegung des Schwärmers erzielbar sein. Eine derartige Bewegung wird natürlich nicht durch eine einzelne Contraction oder Wellenbewegung verursacht, die aber z. B. dann, wenn die Cilie einen festen Stützpunkt findet, ausreicht, um ein Fortstossen des Schwärmers zu bewirken. Unter diesen Bedingungen kann auch ein wiederholtes Schnellen, sowie ein stoss- oder sprungweises Fortbewegen des schwärmenden Organismus zu Stande kommen.

Wir haben bis dahin sachgemäss die Bewegung der Cilien als gegeben hingenommen und werden erst fernerhin (II, § 137, 140), im Zusammenhang mit anderen plasmatischen Contractionen und Expansionen, besprechen, wie man sich das Zustandekommen der Cilienbewegung zu denken hat.

§ 135. Gleitbewegungen.

Zu Gleitbewegungen, die ohne Formänderung des Körpers und ohne Action von Cilien ausgeführt werden (II, § 133), sind die meisten Diatomeen und Oscillarieen, aber auch gewisse Desmidiaceen befähigt. Die Diatomeen und Oscillarieen, die wir zunächst in das Auge fassen, gleiten im Wasser (oder auf nassem Boden) langsam auf einer Glasplatte oder auf irgend einem festen Substrate, das ihnen als Haft- und Stützpunkt dient. Hierbei pflegen sie nach einiger Zeit eine rückläufige Bewegung zu beginnen, bei der das entgegengesetzte Ende des bipolaren Organismus vorausgeht. Da aber die Bewegungsbahn häufig krummlinig ausfällt, so wird sich das sich hin- und herbewegende Individuum gewöhnlich nicht genau an demselben Platze behaupten. Sofern aber z. B. die tropistische Reizwirkung veranlasst, dass die nach der Lichtquelle hinzielende Bewegungsthätigkeit verhältnissmässig länger anhält und ausgiebiger ausfällt,

wird der Organismus, trotz seines Hin- und Herbewegens, nach einem bestimmten Ziele vorrücken (II, § 142).

Während der Gleitbewegung liegen die Diatomeen und Oscillarieen mit einer Längsseite ganz oder theilweise dem Substrate an, können sich aber gelegentlich so weit abheben, dass nur noch das eine Ende an der Unterlage haftet. In dem einen wie in dem anderen Falle pflegen zwar nicht die Diatomeen[1], wohl aber die Oscillarieen eine Drehung um die eigene Längsachse auszuführen, die (wie bei den Schwärmzellen) genetisch mit der motorischen Thätigkeit verknüpft ist und demgemäss mit der Bewegungsrichtung eine Umkehrung erfährt. Sowohl bei den starren Diatomeen, als auch bei den (elastisch) flexibeln Oscillarieen geht die Fortbewegung ohne nennenswerthe Krümmungen des Körpers von statten, die aber bei den flexibeln Oscillarieen rein mechanisch erzeugt werden, wenn der bewegungsthätige Faden auf Widerstände stösst oder in irgend einer Weise vorübergehend festgehalten wird. In dieser Weise kommen in der That die schlängelnden, circumnutirenden, schnellenden etc. Bewegungen zu Stande, die bei gewissen Oscillarieen sehr ansehnlich ausfallen können[2]).

Die Bewegungsenergie wird nachweislich an der Oberfläche entwickelt, und zwar bei Diatomeen an der Schalenseite durch die Strömung einer voraussichtlich plasmatischen Masse, deren Bewegungsrichtung umsetzt und demgemäss (in der Richtung der Längsachse) abwechselnd nach dem einen und dem anderen Ende der Schalenseite gerichtet ist. Die Existenz und die Richtung dieser motorischen Thätigkeit wird bei einer festliegenden Diatomee dadurch gekennzeichnet, dass kleine Körper (Sandkörnchen, Indigopartikel etc.), die an der freien (nicht dem Substrat anliegenden) Schalenseite haften, fortbewegt und abwechselnd vorwärts und rückwärts (von dem einen zum anderen Pol) befördert werden[3]). Bei den Oscillarieen ist die motorische Thätigkeit noch nicht präcisirt; sie giebt sich aber ebenfalls in der Fortbewegung von Körnchen kund, die an der Oberfläche haften. Jedoch werden diese Partikel, wie es bei der Achsendrehung des bewegten Fadens zu erwarten ist, in schraubigen Bahnen abwechselnd vorwärts und rückwärts bewegt.

Diatomeen. — Während verschiedene Forscher[4]) die Bewegung der Diatomeen durch einseitiges Hervorstossen von Wasser, also durch Rückstoss

---

1) Nach Borscow (Die Süsswasser-Bacillariaceen des südwestlichen Russlands 1873, p. 35) führen Cylindrotheca und Nitzschiella während der Gleitbewegung Drehungen um ihre Längsachse aus.

2) Nägeli, Beiträge z. wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 89; Correns. Bericht. d. botan. Gesellsch. 1897, p. 141. — Auch Kolkwitz hat sich späterhin (Bericht. d. botan. Gesellsch. 1897, p. 460) dieser Auffassung angeschlossen. Indess ist nicht ausgeschlossen, dass fernerhin Arten aufgefunden werden, die, wie die Fäden verschiedener Algenarten, lebhafte autonome Krümmungsbewegungen ausführen. Vgl. diesen Bd. II, p. 380.

3) Schon beobachtet von Siebold, Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. 1849, Hft. 1, p. 284, und M. Schultze, Archiv. f. mikroskop. Anatom. 1865, Bd. 1, p. 386.

4) Nägeli, Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 20; Siebold, l. c.; Dippel, Beiträge z. Kenntniss der in den Soolwässern von Kreuznach lebenden Diatomeen 1870, p. 332; Borscow, l. c.; Mereschkowsky, Bot. Ztg. 1880, p. 529.

zu Stande kommen lassen, sind M. Schultze[1], Pfitzer[2], Engelmann[3] der Ansicht, dass die Bewegung in irgend einer Weise durch hervortretende Plasmafortsätze vermittelt werde. Die Existenz und die Wirkungsweise des extracellulären Plasmas wurde aber erst durch O. Müller[4] erwiesen und aufgeklärt. Nach diesem Forscher tritt auf jeder der beiden Schalenseiten aus den Polspalten Plasmamasse nach aussen, die in der Spalte der Raphe zu dem Mittelknoten strömt und an diesem in das Innere zurückkehrt. Da nun eine genügende motorische Energie schon durch die mechanische Wirkung (die Reibung) dieser strömenden Masse gegen das angrenzende Wasser gewonnen wird, so kommt eine Gleitbewegung auch dann zu Stande, wenn die Diatomee mit der Gürtelbandseite dem festen Substrate anliegt, wenn also die Plasmamasse mit diesem gar nicht in Berührung tritt[5]. Weil aber die motorische Kraft nur an der Schalenseite erzeugt wird, so ist es begreiflich, dass nur die an der Schalenseite adhärirenden Fremdkörper, sei es mit, sei es ohne directen Contact mit dem strömenden Plasma, fortbewegt werden[6].

Näheres ist in den Arbeiten von O. Müller zu finden, bei dem auch dargethan ist, dass die extracelluläre, äusserst dünne Plasmaschicht nur mässig schnell zu strömen braucht, um die langsame Fortbewegung der Diatomeen zu bewirken, die gewöhnlich nicht 0,02 mm in 1 Sec. erreicht[7]. Indess muss die in der besagten Weise gewonnene motorische Energie in der Regel nicht ausreichen, um ein freies Herumschwimmen zu erzielen, da dieses nur ausnahmsweise beobachtet wurde[8] und meist angezweifelt wird. Uebrigens scheinen die beiden Schalenhälften nicht immer harmonisch zusammenzuwirken, da das extracelluläre Plasma an den beiden opponirten Schalenseiten öfters in entgegengesetzter Richtung strömt und demgemäss eine antagonistische motorische Thätigkeit entwickeln kann[9].

---

1) M. Schultze, l. c. p. 388.

2) Pfitzer, Unters. üb. Bau u. Entwickelung d. Diatomeen 1871, p. 176 (in Hanstein's Botan. Abhandl. Bd. 1).

3) Engelmann, Botan. Ztg. 1879, p. 54.

4) O. Müller, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1899, p. 445; 1897, p. 70, u. die in derselben Ztschr. seit 1889, p. 169 enthaltenen Aufsätze dieses Forschers. Ein Referat dieser Arbeiten findet man bei Karsten, Die Diatomeen d. Kieler Bucht 1899, p. 163; H. Klebhahn, Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. I, p. 429. — Aus diesen Referaten ist zu ersehen, dass sich R. Lauterborn in seinen späteren Arbeiten (Untersuchung. üb. d. Diatomeen 1896, p. 113) in den Hauptpunkten an Müller's Auffassung angeschlossen hat. — Ueber extramembranöses Plasma vgl. Bd. II, p. 220.

5) Wenn auch die Diatomeen zumeist mit der Schalenseite dem Substrate anliegen, so giebt es doch auch solche, bei welchen ziemlich häufig die Gürtelbandseite an dem Substrate gleitet. Vgl. z. B. O. Müller, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1894, p. 143; Karsten, l. c. p. 165; Benecke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 551.

6) O. Müller, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1894, p. 143; M. Schultze, l. c. Letzterer konstatirte bereits, dass die Fremdkörper immer nur bis an das Ende der einen Schalenseite, also nicht über die Kante hinaus, fortbewegt werden.

7) O. Müller, l. c. 1897, p. 75; Müller (l. c. 1896, p. 121) beobachtete Bewegungsschnelligkeiten zwischen 0,007 und 0,017 mm in 1 Sec. Am schnellsten bewegen sich nach Benecke (l. c.) die farblosen Diatomeen.

8) Pfitzer, l. c. p. 176. Vgl. auch O. Müller, Ber. d. botan. Gesellsch. 1896, p. 128. Von dem freien Schwimmen in Wasser ist das Kriechen an der Oberfläche (an dem Spannungshäutchen) des Wassers zu unterscheiden.

9) Schon beobachtet von M. Schultze, l. c. Vgl. z. B. Benecke, l. c. p. 553.

Da sich eine Gallertschicht (Schleimschicht) nicht bei allen Diatomeen findet, so ist eine solche zur Realisirung der Bewegung nicht nothwendig [1]). Wird eine Schleimschicht formirt, so wird diese (ohne dass sie in das Innere tritt) entweder durch die strömende Plasmaschicht in Bewegung gesetzt oder die motorische Energie wird durch die Wirkung der Plasmaströmung gegen die selbstproducirte Schleimschicht gewonnen. Durch das Zurückbleiben eines Theiles dieser Schleimhülle wird dann, in analoger Weise wie bei den Oscillarieen, die Bewegungsbahn gekennzeichnet [2]). Wir können indess nicht weiter auf dieses Verhalten, sowie auf verschiedene Controversen eingehen, die sich unter anderm auf die besondere Lage und Gestaltung der Austrittsstellen und der Bewegungsbahn des extracellulären Protoplasmas, sowie auf die Frage beziehen, ob eine Fortbewegung auch durch das Hervorpressen von Schleimmassen etc. verursacht wird [3]). Jedenfalls deuten schon die festsitzenden Diatomeen darauf hin, dass sich nicht alle Repräsentanten dieser Ordnung ganz gleich verhalten.

Oscillarieen [4]). — Die Fäden sind allgemein mit einer Scheide aus weicher Gallerte umgeben, mit der oder in der sie sich fortbewegen [5]). Dabei wird die Bahn durch zurückbleibende Gallertsubstanz gekennzeichnet, während durch gleichzeitige Neubildung dafür gesorgt ist, dass die fortrückende Spitze dauernd mit Gallerte umkleidet bleibt. Die Mechanik dieser Bewegungen ist noch nicht aufgeklärt. Dass es sich nicht um ein Fortbewegen durch Schlängeln etc. des Körpers handelt, folgt aus der schon (II, p. 708) erwähnten Erfahrung, dass sich der Faden ohne die Entwickelung einer Krümmungsthätigkeit bewegen kann. Für die Existenz und die Action eines extracellulären Plasmas haben sich bis dahin keine bestimmten Argumente beibringen lassen [6]). Ferner ist es fraglich, ob etwa die Fortbewegung durch die Ausscheidung und Quellung von Gallerte (vgl. II, p. 711) oder durch eine entsprechende Regelung und Ausnutzung von Oberflächenenergie (II, § 137) erzielt wird. Augenscheinlich wird aber die motorische Kraft, ebenso wie bei den Diatomeen, nicht durch das einseitige Hervorstossen von Wasser gewonnen [7]). Eine bestimmte Entscheidung ist auch nicht

---

1) O. Müller, l. c. 1897, p. 81.

2) M. Schultze, l. c. p. 399; O. Müller, l. c.; Lauterborn, l. c. etc.

3) Vgl. z. B. Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 645, 656; Ber. d. botan Gesellsch. 1902, p. 202; O. Müller, Ber. d. bot. Gesellsch. 1899, p. 445; 1900, p. 481; 1901, p. 195.

4) Nägeli, Beiträge z. wissenschaftl. Botan. 1860, Hft. 2, p. 89; Correns, Ber. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 141. Ferner Kolkwitz, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1897, p. 460; Hansgirg, Bot. Ztg. 1883, p. 831; Physiolog. u. Phycophytol. Untersuch. 1893, p. 207. Die ältere Literat. über die seit Adanson (1767) bekannten Bewegungen der Oscillarieen bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 568; Mohl, Vegetabilische Zelle 1851, p. 136. — Das im Text Gesagte stützt sich besonders auf die Arbeit von Correns. [F. Brand, Beihefte z. botan. Centralbl. 1903, Bd. 15, p. 53.]

5) Ueber die Bedeutung von Gallerte und Schleim für das Fortgleiten vgl. F. W. T. Hunger, Biolog. Centralbl. 1899, Bd. 19, p. 385; Br. Schröder, Verhandl. d. naturh.-medic. Vereins zu Heidelberg 1902, Bd. VII, Hft. 2, p. 187.

6) Diese ergeben sich auch nicht aus den von Engelmann (Bot. Ztg. 1879. p. 54) ausgeführten Versuchen. Cilien sind bis dahin nicht gefunden. Die positiven Angaben dürften darauf beruhen, dass anhaftende Bacterien für Cilien gehalten wurden.

7) Eine solche Annahme findet sich bei Hansgirg, l. c.; vgl. auch diesen Bd. II, p. 708, Anm. 4.

daraus zu entnehmen, dass adhärirende Fremdkörper an oder in der Gallerte in einer schraubenlinigen Bahn fortbewegt werden, dass hierbei neben den activen auch inactive Zonen gefunden werden, dass ferner nach Correns während der Fortbewegung immer ein Theil des Fadens festhaftet. Ebenso wie bei den meisten Diatomeen (II, p. 709) unterbleibt ein freies Herumschwimmen[1]) schon wegen der geringen Bewegungsschnelligkeit, die von Correns im Maximum zu 0,004 mm in 1 Sec. gefunden wurde.

Das strahlenförmige Auseinanderweichen, welches man an Oscillarienmassen beobachtet, die sich auf feuchtem Substrate befinden[2]), ist offenbar eine Gruppirung, die aus der realisirten Bewegungsthätigkeit, sowie aus den Widerständen resultirt, die eben bei radialer Anordnung und centrifugaler Fortbewegung der Fäden ein Minimum werden. Uebrigens wird eine analoge Gruppirung auch durch die Bewegungsthätigkeit der Fäden von Spirogyra etc. hervorgebracht.

Desmidiaceen[3]). Die langsamen Bewegungen dieser Organismen werden nach Klebs durch die Ausscheidung von Schleimmasse erzielt. Thatsächlich lässt sich nachweisen, dass gewisse Desmidiaceen durch die Secretion eines Gallertstieles bis zu einer gewissen Höhe im Wasser emporgehoben werden[4]). Es ist aber auch einleuchtend, dass sich ein Organismus durch die bestimmt gerichtete, fortdauernde Secretion von Schleim selbstthätig auf einer Unterlage fortschieben kann. Wenn verschiedene Desmidiaceen bei einer solchen Fortbewegung schief aufgerichtet sind und nur mit einem Ende das feste Substrat berühren, so ist darin der Erfolg einer bestimmten Orientirung zu sehen, gleichviel ob immer dasselbe oder abwechselnd, in Folge einer selbstregulatorischen Thätigkeit (Veränderung), das eine oder das andere Ende des bipolaren Organismus dem Substrate anhaftet. Letzteres ist bei Closterium moniliferum der Fall, das sich infolgedessen bei phototropistischer Reizung in analoger Weise nach der Lichtquelle hinbewegt, wie ein Stab, den man so fortschleudert, dass er sich überschlägt, und dass abwechselnd das eine und das andere Ende auf die als Drehpunkt dienende Unterlage gestützt wird (Stahl, l. c.; vgl. II, § 145).

In der That muss es möglich erscheinen, dass die beobachteten Bewegungen

---

1) Nach Nägeli (l. c. p. 90) und nach Kolkwitz (l. c. p. 466) soll aber gelegentlich freies Schwimmen vorkommen. Kolkwitz beobachtete auch ein Fortkriechen an der Wasserfläche.

2) Vgl. Nägeli, l. c. p. 91. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass unter Umständen auch Reizungen mitwirken. Hansgirg (l. c. 1893, p. 207) hat aber für diese Annahme keine Beweise erbracht. — Ueber ähnliche Gruppirungen bei Diatomeen vgl. z. B. M. Schultze, Archiv f. mikroskop. Anatom. 1865, Bd. 1, p. 396. — Ueber Spirogyra vgl. diesen Bd. II, p. 380.

3) Klebs, Biolog. Centralbl. 1885, Bd. 5, p. 353; Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886, Bd. 2, p. 383; Stahl, Bot. Zeit. 1880, p. 397; Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg 1879, Bd. 14; Aderhold, Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 1888, N. F. Bd. 15, p. 323. — Ueber die Gallertausscheidung bei Desmidieen siehe ferner Schütt, Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, p. 676; B. Schröder, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1902, N. F. Bd. 7, p. 139; J. Lütkemüller, Cohn's Beiträge z. Biologie 1902, Bd. 8, p. 347.

4) Bd. II, p. 697 ist auf die Analogie dieser Fortbewegung mit dem Fortschieben durch intercalares Wachsen hingewiesen.

der Desmidiaceen, auch das Fortschreiten nach einem bestimmten Ziele, sowie die pendelartigen oder elliptischen Excursionen, durch die autogene und aitiogene Regulation der Schleimsecretion erzielt werden. Desshalb muss es aber doch dahin gestellt bleiben, ob bei diesen Organismen immer nur diese oder unter Umständen auch andere Mittel zur Fortbewegung angewandt werden. Uebrigens wird auch bei den gestielten Diatomeen durch die Formirung des Gallertstieles eine gewisse Fortbewegung erzielt. Auch ist es bekannt, dass manche Diatomeen, sowie auch einzelne Desmidiaceen so fest an Steinen etc. haften, dass sie sogar in Stromschnellen nicht abgerissen werden.

§ 136. Amöboide Bewegungen.

Unter den vegetabilischen Organismen ist eine ausgezeichnete amöboide Gestaltungs- und Bewegungsthätigkeit nur bei den Plasmodien und Schwärmzellen der Myxomyceten bekannt. Ausserdem ist bei den Schwärmzellen einiger Pilze (Chytridiaceen etc.) und Algen[1]) eine ansehnliche amöboide Bewegungsthätigkeit beobachtet, die nach dem Festsetzen, also nur vorübergehend, eintritt. Da aber die übrigen Gymnoplasten (Schwärmzellen, Eizellen etc., sowie die plasmolysirten Protoplaste) keinen merklichen amöboiden Formenwechsel zeigen, so folgt, dass nur in gewissen Protoplasten eine energische amöboide Gestaltungsthätigkeit angestrebt wird. Mit dem Fehlen der äusseren activen Ausgestaltung ist indess eine innere amöboide Bewegungsthätigkeit nicht ausgeschlossen. Thatsächlich wird z. B. eine gewisse wechselnde Ausgestaltung häufig gegen den Zellsaft hin ausgeführt (vgl. II, p. 697 u. § 138). Ferner wird zuweilen bei dem Zellkern eine geringe und langsame amöboide Formänderung beobachtet, die in gewissen Fällen (Blatthaare von Tradescantia virginica, Blattzellen von Elodea canadensis) durch die Einwirkung von Asparagin lebhaft und ausgiebig wird[2]).

Wir haben hier nicht näher die formale Seite der amöboiden Bewegungsthätigkeit zu schildern, durch die fortwährend der äussere Umriss des Organismus modificirt wird, indem an einer oder an vielen Stellen gröbere oder feinere Hervorwölbungen (Pseudopodien), bezw. Einbuchtungen entstehen und wieder eingezogen und ausgeglichen werden[3]). Auf diese Weise kommt sowohl das

---

1) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 94; de Bary, Morphologie u. Biologie d. Pilze 1884, p. 174; Zopf, die Pilze 1890, p. 102, und die an diesen Stellen citirte Literatur. — Unter den animalischen Organismen und Gebilden sind ausgezeichnete amöboide Bewegungen, z. B. bei den Rhizopoden und den weissen Blutkörperchen zu finden, ferner bei den Amöben, die man schliesslich auch dem Pflanzenreiche angliedern kann. Vgl. über diese und andere Organismen O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe 1893, p. 55; Verworn, Allgemeine Physiologie 1901, III. Aufl., p. 244.

2) F. G. Kohl, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 168. — An Zellkernen animalischer Organismen sind amöboide Gestaltungen häufiger beobachtet.

3) Näheres bei de Bary, Morphologie u. Biologie d. Pilze 1884, p. 453; Zopf, in Schenk's Handb. d. Botanik 1887, Bd. 3, 2. Hälfte, p. 1; Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 256. Siehe auch die Fig. 2 u. 7 in diesem Buche, Bd. I, p. 45 u. p. 95. — Ueber Amoeben u. animalische Organismen vgl. die in

Hervorwölben und Einziehen der feinen und langen Pseudopodien der Rhizopoden u. s. w. zu Stande, als auch die lappige, fächerförmige oder netzförmige Ausgestaltung des Myxomycetenplasmodiums, an dem übrigens gleichzeitig zahlreiche feine, aber kurze Pseudopodien hervorgetrieben und wieder eingezogen werden. Da nun bei dem Plasmodium etc. die Expansion (bezw. die Contraction) eine gewisse Zeit nach der einen und darauf nach der anderen Seite thätig ist, so ergiebt sich ein periodisches Hin- und Herbewegen des Plasmodiums und somit auch der Strömung des inneren (flüssigeren) Körnerplasmas, die immer nach den expansionsthätigen, vorrückenden Partien des Plasmodiums gerichtet ist. Eine solche lebhafte Binnenströmung ist zwar vielfach, aber doch nicht in allen Fällen mit der amöboiden Locomotion verknüpft[1]. So tritt diese Binnenströmung bei den Schwärmsporen der Myxomyceten zurück. Diese sind auch zu Schwimmbewegungen befähigt (II, p. 701) und führen infolge der Wirkung der Cilien gegen mechanische Widerstände öfters eine ruckweise oder springende Fortbewegung aus[2].

Wie immer diese amöboiden Gestaltungen zu Stande kommen mögen (vgl. II, § 137), so sind sie doch in jedem Falle das Resultat einer autogenen Bewegungsthätigkeit, die durch die Eigenthätigkeit des Organismus veranlasst und regulirt wird. Wir tragen auch nur den wahrnehmbaren Erscheinungen Rechnung, wenn wir die Ausgestaltung und Rückgestaltung auf den Antagonismus von Expansion und Contractionsthätigkeit zurückführen[3] und weiter aus der Realisirung dieser Thätigkeit die Fortbewegung des Organismus erklären. Denn diese ist gesichert, wenn das Substrat dem (mit oder ohne Schleimsecretion[4]) adhärirenden Organismus als Stützpunkt dient, und wenn sich die Körpermasse (bezw. das Pseudopodium) auf der einen Seite fortschiebt, während sie auf der anderen Seite, unter Ueberwindung der Adhäsion am Substrate, eingezogen wird.

Auf die besagte Weise wird allerdings nur eine langsame Fortbewegung erzielt, die im günstigen Falle etwa 0,006 mm in 1 Sec. beträgt[5], also etwa mit der Bewegungsschnelligkeit von Diatomeen (II, p. 709) und Oscillarieen (II, p. 711) übereinstimmt. Das verticale Emporwandern der in Wasser oder feuchter Luft befindlichen Plasmodien zeigt, dass die Bewegungsenergie zur Bewältigung

Anm. 1 citirte Lit., sowie L. Rhumbler, Archiv f. Entwicklungsmechanik 1898, Bd. 8, p. 114; P. Jensen, Die Protoplasmabewegung 1902, Sep. a. Ergebnisse der Physiol. I. Jahrg. An diesen Stellen ist auch Näheres über die verschiedenartige Plasmaströmung in den Pseudopodien zu finden.

1) Vgl. z. B. Berthold, l. c. p. 109; Jensen 1902, l. c. p. 14.

2) de Bary, l. c. p. 954; Fayod, Bot. Ztg. 1883, p. 171. Ueber die cilienartigen Pseudopodien der Myxomycetenschwärmer siehe die in diesem Buche, Bd. II, p. 700 und 701 citirte Literatur.

3) Jensen, l. c. 1902, p. 7 spricht von einer sphärogenen und cylindrogenen Componente, um damit die auf die Abrundung, bezw. die auf die Ausgestaltung berechnete Thätigkeit anzuzeigen.

4) de Bary, l. c. p. 458; Rhumbler, l. c. p. 158; Jensen, l. c. p. 36.

5) Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 23) giebt für Didymium serpula eine Bewegungsschnelligkeit von 0,4 mm, für Stemonitis fusca von 0,15 mm in 1 Minute an. Vgl. auch Jensen, l. c. p. 15. — Bei gewissen animalischen Organismen giebt es aber auch Pseudopodien, die sehr schnell eingezogen und hervorgetrieben werden.

des eigenen Gewichts, sowie auch einer etwas grösseren Last ausreicht. Jedoch gestattet die geringe Cohäsion keine allzu grossen Leistungen. Demgemäss wird durch das Einbetten in weiche Gelatine die Fortbewegung des Plasmodiums soweit aufgehoben, dass unter diesen Bedingungen nur noch die Bestrebungen zu einer periodischen, amöboiden Bewegungsthätigkeit zu erkennen sind[1]. Das schliesst indess nicht aus, dass sich kleine Amöben, weisse Blutkörperchen etc. vermöge ihrer Befähigung zu einer weitgehenden Aenderung der Körperform durch sehr enge Poren durcharbeiten, die sie präformirt vorfinden, oder die sie, analog wie eindringende Pilzfäden (I, p. 360), durch ihre Eigenthätigkeit schaffen[2]).

§ 137. Mechanik der amöboiden Bewegungen.

Soweit das Protoplasma, wie es zumeist zutrifft, zähflüssig ist[3]), verhält es sich in physikalischer Hinsicht wie eine jede Masse, der ein solcher Aggregatzustand zukommt (vgl. II, p. 47). Somit sind bei der Beurtheilung der Gestaltungen und Bewegungen des Protoplasten und im Protoplasma die Eigenschaften und Besonderheiten des flüssigen Aggregatzustandes zu beachten, die wir als bekannt

---

1) Pfeffer, l. c. p. 277 Anmerk. — Ueber die Arbeitsleistung animalischer Pseudopodien siehe Jensen, l. c. p. 14.

2) Ueber Plasmodiophora s. S. Nawaschin, Flora 1899, p. 404.

3) Die Existenz und Bedeutung des zähflüssigen Aggregatzustandes wurde schon in Bd. I, p. 38 hervorgehoben. Ein solcher Aggregatzustand wurde bereits von Mohl, Nägeli u. s. w. angenommen, und heute besteht kein Zweifel darüber, dass diese Auffassung berechtigt ist, dass also die Ansichten einiger Autoren, dem Protoplasma komme eine feste Beschaffenheit zu, irrig sind. Näheres bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 1; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 85; Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 267; Bütschli, Untersuch. über mikroskop. Schäume 1902; Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 172; Zeitschrift f. allgem. Physiologie 1902, Bd. I, p. 279; 1903, Bd. 2, p. 183 u. s. w. — Der zähflüssige Aggregatzustand des Protoplasma wird z. B. bewiesen durch die schon erwähnte Abrundung des Ganzen, sowie der im Innern befindlichen Vacuolen, durch die Strömungsbewegungen, durch das Ausziehen in Fäden, überhaupt durch die Nachgiebigkeit gegen alle mechanische Einwirkungen (mit Einschluss der Oberflächenspannung). Aus diesem Verhalten ist zu ersehen, dass das Protoplasma wenig oder auch erheblicher zähflüssig ist. Im allgemeinen reicht aber die Zähflüssigkeit aus, um die Molecularbewegung der im Innern des Protoplasmas befindlichen kleinen Körper (vgl. z. B. Velten, Flora 1878, p. 120), sowie die Eigenbewegung von aufgenommenen Bacterien, Volvocineen etc. (Celakovsky, Flora 1892, Ergzbd. p. 223) zu hemmen, Bewegungen, die dagegen in der Vacuolenflüssigkeit zu Stande kommen. Ferner hat die Zähflüssigkeit etc. zur Folge, dass Umlagerungen im Innern des Protoplasten ohne die Mithilfe einer anderweitigen Bewegungsthätigkeit nur allmählich ausgeglichen werden, und dass längere Protoplasten bei der Plasmolyse nicht so leicht in Theilstücke zerfallen, wie ein aus einer leicht beweglichen Flüssigkeit gebildeter Faden (vgl. Bd. II, p. 46; über die Anpressung des Protoplasten durch den Turgor und über das osmotische System siehe Bd. I, § 24). Aus diesen und anderen Erfahrungen ergiebt sich ferner, dass der zähflüssige Aggregatzustand auch im lebensthätigen Protoplasma besteht (vgl. Pfeffer, l. c. p. 271), also nicht erst durch die äusseren Eingriffe u. s. w. erzielt wird, die allerdings, wie fernerhin mitgetheilt wird, in gewissen Fällen die Cohäsion des Protoplasmas herabsetzen können. — Ueber die innere Ausgestaltung der Protoplasten vgl. II, § 140.

voraussetzen. Wir haben desshalb nicht die Physik der Oberflächenspannung und der hiermit zusammenhängenden Ausbreitungserscheinungen auf Flüssigkeiten und festen Substraten u. s. w. zu behandeln[1]), durch die, soweit andere mechanische Factoren nicht im Spiele sind, auch die Gestaltungen und Bewegungen des mehr oder minder zähflüssigen Protoplasmas beherrscht werden. Immerhin sei daran erinnert, dass die Abrundung eines plasmolysirten Protoplasten oder eines isolirten Protoplasmastückes, ebenso wie die Abrundung des in einer Flüssigkeit schwebenden Oeltropfens, durch die homogene Oberflächenspannung bedingt ist, dass also eine jede Anomogenität in der Vertheilung der Oberflächenspannung eine Abweichung von der Kugelgestalt verursachen muss. Demgemäss wird z. B. eine locale Verminderung der Oberflächenspannung eine localisirte Hervorwölbung am Flüssigkeitstropfen bewirken, die so lange anhält, bis durch die Verkleinerung des Krümmungsradius der bisherige Centraldruck und damit das Druckgleichgewicht wieder hergestellt sind[2]). Durch eine entsprechende Modification der Oberflächenspannung kann also eine beliebige und weitgehende Ausgestaltung des freischwebenden oder des einer flüssigen oder festen Unterlage aufliegenden (nicht mischbaren) Tropfens erzielt werden, die bei stetigem Wechsel einen continuirlichen Formenwechsel verursacht. In der That werden z. B. bei der Ausbreitung eines Oeltropfens auf alkalischem Wasser Gestaltungen und Bewegungen beobachtet[3]), die in formaler Hinsicht an die amöboiden Bewegungen gewisser Organismen (II, § 136) erinnern.

Es kann aber auch ohne eine auffällige amöboide Gestaltung eine bestimmt gerichtete Strömungsbewegung entstehen, wenn eine geeignete und genügende Potentialdifferenz der Oberflächenspannung hergestellt und unterhalten, bezw. rhythmisch verändert wird. Das ist z. B. der Fall, wenn ein in Wasser liegender Tropfen Olivenöl oder Paraffinöl einseitig mit einer Seifenlösung in Berührung kommt. Denn durch die so bewirkte, locale Verminderung der Oberflächenspannung (die sich durch eine gewisse Hervorwölbung des Oeltropfens kund giebt) wird, in Verbindung mit der Ausbreitung der Seife an der Oberfläche des Oeltropfens, eine Fortführung der peripheren Oelschicht von dem Orte niederer zu den Orten höherer Spannung bewirkt. Hierdurch und durch den Nachstrom kommt in dem Oeltropfen (aber auch in der Seifenlösung) eine bestimmt gerichtete Circulationsbewegung zu Stande, die fortdauert, weil die Seifenlösung mit der Entfernung von dem Contactpunct verdünnt und endlich durch das umgebende Wasser beseitigt wird[4]). Zugleich tritt eine Fortbewegung des Oeltropfens gegen die Seifenlösung, also in der Richtung der Spannungsabnahme, ein[5]).

---

1) Näheres in den Lehrbüchern der Physik, sowie bei Lehmann, Molecularphysik 1888, Bd. 1, p. 251. Ferner bei Berthold, l. c.; Bütschli, l. c.; Rhumbler l. c.; P. Jensen, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1901, Bd. 87, p. 366, sowie in den an diesen Stellen citirten, physikalischen Arbeiten von Quincke u. s. w.

2) Dasselbe ist auch der Fall, wenn bei einem aufgeblasenen Gummiballon an einer Stelle die Dicke oder die Elasticität des Kautschuks vermindert wird.

3) Vgl. z. B. Berthold, l. c. p. 96, u. die in Anm. 1, p. 714 citirte Literatur.

4) Bütschli, l. c. p. 43. Weitere Beispiele bei Berthold, Rhumbler etc.

5) Bütschli, l. c. p. 44. — So erklärt es sich auch, dass sich die in verdünntem Alkohol schwebenden Tröpfchen von Ricinusöl nach Chloroform, sowie nach Kali-

Analoge Erfolge werden beobachtet, wenn ein Tropfen eines Gemisches aus Olivenöl und Kaliumcarbonat in reines Wasser gebracht wird, indem die Herabsetzung der Spannung u. s. w. in diesem Falle durch die Seife bewirkt wird, die aus dem Inneren hervortritt und sich an der Oberfläche des Tropfens ausbreitet[1]). Durch die Herstellung der physikalischen Bedingungen, also durch die entsprechende Modification der Oberflächenspannung mittelst einer secretorischen oder anderweitigen Thätigkeit, muss es also auch dem zähflüssigen Protoplasten möglich sein, einen Formenwechsel, eine gewisse Locomotion oder eine Binnenströmung zu erzielen. Derartige Erfolge sind aber auch im Inneren des Protoplasmas möglich, wenn durch die Thätigkeit des Zellkerns, des Chlorophyllkorns oder des umgebenden Cytoplasmas die Oberflächenspannung etc. so modificirt und regulirt wird, dass ein Formenwechsel oder eine Strömungsbewegung zu Stande kommt.

Da die Umrisse eines Flüssigkeitstropfens durch die Oberflächenspannung bedingt sind, so muss die amöboide Bewegung eines Protoplasten, dessen ganze Masse flüssig ist, durch die entsprechende Aenderung der Oberflächenspannung bewirkt werden. Auf diese Weise kann aber die amöboide Bewegung nicht zu Stande kommen, wenn der Protoplast, oder auch nur die peripherische Schicht des Protoplasmas, eine Cohäsion besitzt, die den mechanischen Bestrebungen der Oberflächenspannung ganz oder theilweise zu widerstehen vermag. Diese Eigenschaft kommt schon der erstarrten Gelatine und augenscheinlich auch dem Ectoplasma zu, das bei dem Plasmodium der Myxomyceten eine consistentere Hüllschicht von variabler Dicke um das flüssige Endoplasma bildet. Möglicherweise wird die Herstellung eines festeren Aggregatzustandes häufiger benutzt, um, unter Ueberwindung der antagonistischen Oberflächenspannung, die amöboide Ausgestaltung, also auch die Formirung von Pseudopodien, Cilien etc., zu ermöglichen und zu erzielen. Jedenfalls besitzen bestimmte Protoplaste die Fähigkeit, durch die Cohäsionssteigerung von Protoplasmamassen[2]) oder durch die Production von Gerüstsubstanzen Zellen von soliderem und tragfähigerem Bau herzustellen. Auch die Zellhaut gehört ja zu den Gerüstsubstanzen, die entweder durch eine secretorische Thätigkeit oder durch eine Metamorphose von Plasmamasse gebildet wird (II, § 36).

Wenn aber der Protoplast, wo es darauf ankommt, sogar die Zellhaut wieder auflösen und beseitigen kann, so ist es nicht zu verwundern, dass er auch die gesteigerte Consistenz protoplasmatischer Substanz wieder rückgängig zu machen vermag, wie es thatsächlich bei dem Plasmodium der Myxomyceten zu beobachten ist. Mit einem solchen Wechsel wird dann, ebenso wie bei der Verflüssigung der Gelatine, die Oberflächenspannung wieder-

---

lauge bewegen (Rhumbler, Physikalische Zeitschrift 1899, Nr. 3), und dass nach Bernstein (Pflüger's Archiv f. Physiologie 1900, Bd. 80, p. 628) Quecksilbertröpfchen nach Kaliumbichromat wandern.

1) Vgl. Bütschli, l. c. p. 33. Vgl. auch II, § 188.

2) Vgl. Bd. I, p. 88, 40. Der allmähliche Cohäsionswechsel der Gelatine u. s. w. zeigt, dass es keine scharfe Grenze zwischen dem flüssigen und festen Aggregatzustande giebt. Vgl. auch Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 255; Rhumbler, Zeitschrift f. allgem. Physiologie 1902, Bd. 1, p. 281.

um zu entscheidender Wirkung kommen. Auf diese Weise wird demgemäss eine Contraction, d. h. eine Ausgleichung derjenigen Ausgestaltung eintreten, welche die consistentere Protoplasmamasse, gleichviel auf welche Weise, entgegen der Oberflächenspannung auszuführen vermochte und ausführte. Falls die Expansion und die Contraction auf einem solchen Antagonismus beruhen, bedarf es, z. B. zur Formirung eines Pseudopodiums etc., keiner Modification der Oberflächenspannung, während eine sehr starke locale Depression der Oberflächenspannung nothwendig ist, wenn durch diese das Hervortreiben und die Erhaltung eines Pseudopodiums, einer Cilie etc. bewirkt werden soll. Eine bestimmte Entscheidung in diesen Fragen ist desshalb nicht leicht, weil insbesondere da, wo es sich um sehr zarte Plasmagebilde oder um dünne Plasmaschichten handelt, einmal die Cohäsion schwer zu ermitteln ist, und weil es ausserdem unbekannt ist, bis zu welchem Grade der Protoplast die Intensität der Oberflächenspannung zu erhöhen oder zu erniedrigen vermag (vgl. Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 273).

Mag nun eine mechanische Action durch Oberflächenenergie, durch osmotische oder chemische Energie oder durch ein anderes Energiemittel vollbracht werden, so ist durch die Präcisirung des Energiemittels und der mechanischen Ausführung ein Fortschritt, aber keineswegs eine völlige Einsicht in den physiologischen Process gewonnen. Denn mit einer solchen Präcisirung bleibt die Gesammtheit der physiologischen Thätigkeiten und Operationen unbestimmt, durch welche die bestimmt gerichtete Nutzbarmachung des bezüglichen Energiemittels im Dienste des Organismus vorbereitet und erzielt wird (vgl. Bd. I, p. 5; II, p. 161). Uebrigens ist schon früher (Bd. II, p. 221) erörtert, dass die Oberflächenspannung und die besonderen Bedingungen, die an der Oberfläche und Grenzfläche bestehen, auch als Reizanstoss wirken und somit den Organismus zu bestimmter Thätigkeit veranlassen können.

Bei den **Plasmodien** von Chondrioderma, Aethalium und anderen Myxomyceten ist leicht zu verfolgen, dass die consistente Hüllschicht (das Ectoplasma) aus dem flüssigen Protoplasma (dem Endoplasma) formirt und in dieses zurückverwandelt werden kann[1]). Da dieses Ectoplasma sogar bis 0,01 mm dick wird, so handelt es sich nicht um das überaus dünne, physikalische Spannungshäutchen, sondern um ein physiologisches Product, das durch die Steigerung der Cohäsion geschaffen wird[2]). Ist diese auch nicht genau bestimmt, so dürfte sie doch die Resistenz einer erstarrten soliden Gelatinemasse erreichen, wie einmal aus der Tragfähigkeit eines Plamodiumstranges[3]) und ferner aus der Widerstandsfähigkeit

1) Näheres bei Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 256 ff. Vgl. auch diesen Bd. II, p. 712.

2) Die Bildung des Ectoplasmas muss übrigens durch die periphere Lage veranlasst werden. Das gilt aber ebenso für die Formation der Zellwand wie für die Formation der Plasmahaut u. s. w. (Bd. II, p. 221). Das festere Ectoplasma ist übrigens nicht nur aus der zumeist dünnen Schicht von Hyaloplasma, sondern auch aus der sich anschliessenden Schicht von Körnerplasma gebildet.

3) Da die benutzten Plasmodiumstränge einen Durchmesser von ca. 0,3 mm besassen (Pfeffer, l. c. p. 264), so tritt der Einfluss des oberflächlichen, physikalischen Spannungshäutchens zurück.

gegen die internen Reibungs- und Druckwirkungen zu entnehmen ist. Denn das lebhaft strömende Endoplasma vermag das Ectoplasma auch dann nicht in Bewegung zu setzen oder zu deformiren (auszubauchen), wenn durch das Ectoplasmarohr feste Partikel oder auch grössere Vacuolen (bezw. Oeltropfen) gepresst werden, die durch ihre Formänderung anzeigen, dass ein ziemlich ansehnlicher Druck gegen die ruhende Hüllschicht ausgeübt wird. Ein habituell ähnliches Verhalten beobachtet man übrigens, wenn man durch Wärme verflüssigte (mit Carminkörnchen versetzte) Gelatine durch eine Glascapillare presst und gleichzeitig durch Abkühlung dieser dafür sorgt, dass sich an der Wandung des Capillarrohres eine erstarrte Gelatineschicht bildet und erhält (Pfeffer, l. c. p. 263). Wie die Dicke dieser erstarrten Gelatineschicht durch die Steigerung oder Verminderung der Abkühlung, so wird die Dicke der Ectoplasmaschicht durch die (autogene oder aitiogene) Thätigkeit und Reactionsfähigkeit des Plasmodiums vermindert oder erhöht.

Bei einer solchen Cohäsion ist nicht daran zu denken, dass die amöboide Expansionsthätigkeit (II, § 136) durch die Modification der Oberflächenspannung betrieben wird. Ohnehin ist mit der Vergrösserung der Oberfläche bei der Expansion auch eine absolute Zunahme des Ectoplasmas, also eine formative physiologische Thätigkeit verknüpft, durch die wohl auch (gleichviel auf welche Weise) die motorische Energie geliefert wird. Ob dann die Contraction durch einen entgegengesetzt gerichteten Gestaltungsprocess oder einfach durch die Verflüssigung des Ectoplasmas und die hierdurch bewirkte Activirung der Oberflächenspannung (bezw. durch Combination beider Factoren) erzielt wird, ist noch nicht entschieden.

Offenbar wird aber allein durch den schon (II, § 136) charakterisirten, antagonistischen Rhythmus von Contraction und Expansion, d. h. durch den hierdurch geschaffenen Druckunterschied, das zähflüssige Endoplasma nach dem jeweils expansionsthätigen Ende getrieben und auf diese Weise in Strömung versetzt (vgl. II, § 138). Damit steht im Einklang, dass beim Durchschneiden eines Plasmodiumstranges nur dann ein kleines Quantum Endoplasma hervorgepresst wird, wenn die Strömung gerade gegen die Schnittfläche gerichtet ist[1]. Auch ist es verständlich, dass, je nachdem bei dem rhythmischen Wechsel die contractorische oder expansorische Thätigkeit früher oder energischer einsetzt, der Beginn der rückführenden Strömung zuerst an dem einen oder dem anderen Ende des Plasmodiumstranges anhebt[2].

Da ähnliche Erfolge, wie öfters betont wurde, auf verschiedene Weise zu Stande kommen können, so ist nicht ausgeschlossen, dass die amöboide Gestaltung bei gewissen anderen Organismen allein mit Hilfe der an der Grenzfläche entwickelten Oberflächenenergie erzielt wird. Die Argumentationen der verschiedenen Autoren[3], die für eine solche Auffassung eintreten, basiren freilich im wesentlichen auf der Annahme, dass das ganze Protoplasma flüssig sei und sich desshalb nur mit Hilfe der Oberflächenenergie amöboid gestalten könne. Thatsächlich ist aber bei

1) de Bary, Mycetozoen 1864, p. 48. — In analoger Weise tritt auch Protoplasma aus einer durchschnittenen Internodiumzelle von Chara hervor, wie schon Corti und Meyen (Pflanzenphysiolog. 1838, Bd. 2, p. 218) bemerkten.

2) Vgl. de Bary, l. c. p. 48; Bütschli, l. c. p. 175.

3) Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 85; Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume 1892, p. 172; Verworn, Die Bewegungen der lebendigen Substanz 1892, p. 36; Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 8, p. 172. Zeitschr. f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 1, p. 279; 1903, Bd. 2, p. 183; P. Jensen, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1901, Bd. 87, p. 361 u. s. w.

vielen Amöben die mindestens zeitweilige Existenz einer consistenteren Ectoplasmaschicht nachgewiesen[1]), und bei den langen und zarten Pseudopodien (wie sie bei animalischen Organismen vorkommen) scheint allgemein ein Achsenfaden aus consistenterer Substanz vorhanden zu sein[2]). Dieser könnte also sehr wohl als Stützgerüst dienen, das sich z. B. an der Spitze durch reversibles Erstarren von plasmatischer Substanz fortbaut, die durch das an der Oberfläche strömende Protoplasma (also mit Hilfe der Oberflächenenergie) herbeigeführt wird.

Aus der Gestaltung und der zuweilen ansehnlichen Schnelligkeit der amöboiden Bewegungen, sowie aus der Erfahrung, dass äussere Anstösse eine Contraction (Abrundung etc.) verursachen, lassen sich keine bestimmten Schlüsse ziehen, da diese Erfolge mit und ohne Cohäsionswechsel erreichbar erscheinen. Wohl aber spricht die Erfahrung, dass die Cilien zumeist weder in normalen noch in abnormen Bedingungen eingezogen werden (II, p. 705), dafür, dass sie solidere Differencirungen sind, dass ihr Fortbestehen also nicht von der Erhaltung einer entsprechenden Potentialdifferenz der Oberflächenspannung abhängt. Ferner sind auch die contractilen Myoiden solide Gebilde, die sich im Inneren des Protoplasmas von Vorticella etc. differenciren[3]).

Die Frage, ob die amöboiden Bewegungen durch die an der Oberfläche des Protoplasten entwickelte Oberflächenenergie (Oberflächenspannung) oder durch andere Mittel[4]) erzeugt werden, lässt sich entscheiden, ohne dass im näheren bekannt ist, in welcher Weise die Zunahme der Cohäsion und die hierdurch ermöglichten formativen Actionen zu Stande kommen. Für diese Actionen sind aber theoretisch alle diejenigen Mittel in Betracht zu ziehen, welche, mit oder ohne Wachsthum des Protoplasten, zur Ausführung mechanischer Leistungen benutzt werden (vgl. II, p. 29 u. Kap. XVI). Demgemäss muss man zunächst dahingestellt sein lassen, ob etwa die Ausgestaltungen durch eine localisirte Volumzunahme, durch Aufquellen etc., oder durch Eindrängen und Erstarren von flüssigem Protoplasma, oder durch eine secretorische Thätigkeit (wie sie bei der Formirung von soliden Gallertstielen benutzt wird, II, p. 711), oder durch andere interne Processe erzielt werden. Natürlich kann zu diesen Leistungen auch die im Inneren (an den zahlreichen Grenzflächen) entwickelte Oberflächenenergie benutzt werden, die, wie früher (I, p. 63) bemerkt wurde, im Organismus offenbar eine sehr hervorragende und mannigfache Rolle spielt.

---

1) Vgl. Rhumbler, l. c. 1903, Bd. 2, p. 315; l. c. 1898, p. 195. Rhumbler ist übrigens jetzt der Ansicht, dass die amöboiden Bewegungen nur mit Hilfe der reversibeln Umwandlung in consistenteres Ectoplasma zu Stande kommen. — Dass die Verhältnisse an lebenden Organismen nicht so einfach liegen, geht u. a. aus der Beobachtung F. Blochmann's (Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 82) hervor, nach welcher bei dem schnellen Fortrücken von Pelomyxa in dem umgebenden Wasser eine Strömung besteht, die derjenigen entgegengesetzt gerichtet ist, welche sich beim Fortrücken eines Oeltropfens gegen Seifenlösung einstellt (II, p. 715). Nach Blochmann beruht dieses darauf, dass an der Oberfläche von Pelomyxa noch eine (specialisirte) Strömung thätig ist.

2) Rhumbler, l. c. 1898, p. 114.

3) Vgl. z. B. Verworn, Allgem. Physiologie 1901, III. Aufl., p. 252.

4) Das ist auch der Fall, wenn die Besonderheiten an der Oberfläche nur als Anstoss wirken, durch den die Cohäsionszunahme oder anderweitige Actionen veranlasst werden. Vgl. Bd. II, p. 221. — Ueber den Einfluss der Oberflächenspannung auf die Bildung von Niederschlägen u. s. w. siehe Quincke, Annal. d. Physik 1902, IV, Bd. 7, p. 631 u. 701.

Mit diesen und anderen Mitteln können zwar formative Actionen bei verschiedener Structur erzielt werden, jedoch erscheint eine Gerüststructur, also auch die Wabenstructur, besonders geeignet, um mit wenig Baumaterial eine consistentere Masse zu schaffen (vgl. I, p. 61). Wenn nun auch durch die Wabenstructur, die allgemein dem Plasma zukommen dürfte[1]), aus rein physikalischen Gründen eine gewisse Steigerung der Cohäsion bewirkt werden muss[2]), so beweist doch das flüssige Protoplasma, dass nicht schlechthin durch die mit dem wabigen Bau verknüpften physikalischen Bedingungen die leichte interne Verschiebbarkeit, d. h. der Charakter des Flüssigen aufgehoben wird. Die Cohäsionszunahme in dem Plasmodium der Myxomyceten u. s. w. wird aber augenscheinlich nicht durch eine Verkleinerung der Waben erzielt[3]), und wird desshalb auf irgend eine Weise durch die Steigerung der Cohäsion in den Wabenwandungen (vielleicht unter Mitwirkung des Inhalts der Waben) verursacht werden müssen. Im näheren wird es sich dann (ebenso wie bei dem Cohäsionswechsel der Gelatine) z. B. darum handeln, ob der Erfolg etwa durch eine chemische oder physikalische Veränderung in der ganzen Wandmasse der Waben oder durch eine Modification der Oberflächenspannung an der Berührungsfläche von Wabenwand und Wabeninhalt bewirkt wird[4]).

Ist aber einmal, gleichviel auf welche Weise (also auch mit oder ohne Wabenstructur), ein genügend fester Aggregatzustand hergestellt, dann können natürlich mit den zur Verfügung stehenden, mechanischen Mitteln alle diejenigen Actionen ausgeführt werden, die einen solchen Aggregatzustand erfordern. So ist es klar, wenn wir an die Waben als nähere Bauelemente anknüpfen, dass eine jede bestimmt gerichtete, active Dimensionsänderung der einzelnen Waben eine entsprechende Formänderung (Contraction oder Expansion) der Plasmamasse bewirkt[5]). Eine solche Action kann dann z. B. wiederum auf einer Ver-

---

1) Vgl. Bd. I, p. 87, und die dort citirte Literatur, sowie ferner z. B. Bütschli, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1901, Bd. 11, p. 499; Rhumbler, Zeitschr. f. allgem. Physiolog. 1903, Bd. 2, p. 326. — Unsere Erfahrungen über die Eigenschaften und Thätigkeiten des Protoplasmas sind zwar mit der Wabenstructur völlig verträglich, fordern diese aber nicht unbedingt (vgl. Bd. I, p. 87), und somit sind die von Rhumbler (l. c. p. 32) zusammengestellten Thatsachen an sich kein genügender Beweis für die Wabenstructur. Uebrigens ist auch noch nicht entschieden, ob die Eigenschaften der Colloide, und insbesondere die Aenderung des Aggregatzustandes bei diesen, mit einer Wabenstructur verknüpft, bezw. durch diese bedingt sind. Vgl. z. B. die in diesem Buche Bd. I, p. 61 citirte Lit., sowie S. Posternak, Annal. d. l'Institut Pasteur 1901, Bd. 15, p. 85; W. Pauli, Naturwissenschaftl. Rundschau 1902, Bd. 17, Nr. 25.

2) Lehmann, Molecularphysik 1884, Bd. 1, p. 257; G. Quincke, Annal. d. Physik 1894, Bd. 53, p. 616; 1902, IV, Bd. 17, p. 639.

3) Auch im consistenten Theil des Protoplasmas der Plasmodien von Aethalium sind die Waben verhältnissmässig gross, und, so weit sich beurtheilen lässt, ist daselbst die Wabenwandung ebenso dick wie im flüssigen Theile des Protoplasmas.

4) Uebrigens bewegen sich, wie früher (Bd. I, p. 68) betont wurde, die durch die Oberflächenenergie (einschliesslich der Adsorption) bewirkten Vorgänge auf der Grenze zwischen physikalischen und chemischen Prozessen.

5) Natürlich nehmen die Waben im flüssigen Protoplasma, ebensogut wie in einem Seifenschaum, eine bestimmte Gleichgewichtsform an, ermöglichen aber durch ihre gegenseitige Verschiebung, dass die gesammte Protoplasmamasse den Flüssigkeitsgesetzen folgt.

änderung in der Masse oder an der Grenzfläche der Wabenwandung beruhen. Ausserdem könnte der Wabeninhalt so beschaffen sein, dass er durch eine Modification seines Quellungszustandes oder des osmotischen Druckes eine allgemein oder bestimmt gerichtete Contraction oder Expansion der einzelnen Waben und damit des Protoplasmas bewirkte. Allerdings kann der osmotische Druck nur in Betracht kommen, wenn durch die Semipermeabilität der Wabenwandung die Bedingungen für dessen Herstellung vorhanden sind, wenn sich also die Waben etwa wie kleine Vacuolen verhalten, unter denen die pulsirenden Vacuolen Beispiele für eine schnell verlaufende Contractions- und Expansionsthätigkeit sind[1]). Uebrigens sind z. B. bei den Cynareen die (relativ grossen) Zellen die activen Bauelemente, auf deren Thätigkeit die Contraction und Expansion des Filamentes beruht (II, § 91, 92). Wird in diesem Falle die motorische Energie durch den Turgorwechsel gewonnen, so wurde doch hervorgehoben (II, p. 375), dass die Bewegung auch durch die Spannungsänderung der Wandung (also auch der Wabenwandung) erzielt werden könnte. Es ist also nicht unmöglich, dass z. B. eine gewisse Analogie in der Mechanik der Bewegungsthätigkeit der Cynareenstaubfäden und jener der Cilien besteht, deren Bewegungsmechanismus indess noch nicht aufgehellt ist.

Nachdem man sich in früherer Zeit damit begnügt hatte, die Bewegungsvorgänge einfach als einen Erfolg der dem Protoplasma allgemein zukommenden Contractilität anzusehen[2]), versuchte Hofmeister[3]) die Protoplasmabewegungen (speciell die Plasmaströmungen) durch die Variation der Imbibition und Quellung zu erklären. Eine Aenderung des Quellungszustandes sieht auch Engelmann[4]) als die Ursache der Formänderung der Inotagmen, d. h. der supponirten, winzigen Einheiten (Molecülverbindungen) an, eine Formänderung, auf der im näheren die Contraction und Expansion plasmatischer Gebilde beruhen soll[5]). Die hohe Bedeutung der an der Grenzfläche des Protoplasten entwickelten Oberflächenspannung wurde dann von Berthold und den schon früher (II, p. 718) genannten Autoren hervorgehoben. Einige dieser Forscher lassen aber dahingestellt, ob die Oberflächenenergie alle Bewegungen des Protoplasmas beherrscht, dessen Ausgestaltung, wie wir gesehen haben, offenbar öfters durch andere Mittel, oder in Verbindung mit anderen Mitteln, betrieben wird. Durch die an der Grenzfläche einer grösseren Protoplasmamasse entwickelte Oberflächenenergie, die wir soeben allein im Auge hatten, können natürlich nicht so gewaltige mechanische Leistungen vollbracht werden, wie durch die internen Vorgänge, für welche im Protoplasma sicherlich eine ungeheuer grosse Oberflächenentwickelung zur Verfügung steht[6]).

1) Vgl. Bd. II, § 139. Ueber den hohen Centraldruck der Vacuolenhaut bei kleinen Vacuolen, siehe Bd. I, p. 119.

2) Bütschli, Unters. über mikroskopische Schäume 1892, p. 173. An dieser Stelle ist Näheres über die unseren Gegenstand betreffende Literatur zu finden.

3) W. Hofmeister, Flora 1865, p. 7; Pflanzenzelle 1867, p. 63.

4) Engelmann, Handbuch d. Physiologie von Hermann 1879, Bd. 1, p. 374.

5) Uebrigens giebt es verschiedene Quellungsursachen, wenn man sachgemäss »Quellung« als Collectivbezeichnung für die Volumänderungen benutzt, die unter und durch Aufnahme oder Abgabe von Wasser (oder andern Flüssigkeiten) von statten gehen. Vgl. Bd. I, p. 59.

6) Vgl. Bd. I, p. 63. — Es ist also denkbar, dass durch diese interne Oberflächen-

Ob freilich die Variation dieser internen Oberflächenenergie oder andere Factoren die entscheidende Rolle bei der amöboiden Ausgestaltung, sowie bei den Contractionsbewegungen der Cilien oder des Muskels etc. spielen, ist noch unbekannt. Sofern aber erst durch die internen Oberflächenwirkungen der festere Aggregatzustand einer Plasmamasse, eines Muskels etc. erzielt werden sollte, so haben wir mit diesem uns entgegentretenden Aggregatzustand der Masse ebenso als Thatsache zu rechnen, wie dann, wenn die höhere Cohäsion durch andere Mittel hergestellt ist[1]).

Da nicht einmal die Mechanik der Protoplasmabewegungen aufgeklärt ist, so lassen sich auch nicht die näheren und ferneren Vorgänge und Factoren präcisiren, durch welche die mechanische Action vorbereitet und vermittelt wird. Selbst wenn man annimmt, dass in einem gegebenen Falle die amöboiden Bewegungen allein durch die Variation der (peripheren) Oberflächenspannung bewirkt werden. so ist man doch nicht in der Lage zu sagen, ob diese Veränderung der Oberflächenspannung durch die Secretion eines Stoffwechselproductes oder in irgend einer anderen Weise erzielt wird. Die Annahme von Verworn[2]), nach der die Bewegungen dadurch zu Stande kommen sollen, dass die Oberflächenspannung durch die Bindung von freiem Sauerstoff in der (an der Oberfläche liegenden) lebendigen Substanz (in den supponirten Biogenen) vermindert, durch die Abspaltung oder Verwendung des Sauerstoffs aber erhöht wird, ist ebensowenig als eine nothwendige und begründete Hypothese anzusehen, als die bis zu einem gewissen Grade verwandte Ansicht von Jensen[3]), nach der durch die assimilatorische Thätigkeit die Grösse der Molecüle in der Plasmahaut gesteigert und damit die Oberflächenspannung vermindert wird, während durch die Dissimilation (I, p. 271 eine Verkleinerung der Molecüle und dadurch eine Erhöhung der Oberflächenspannung bewirkt werden soll. Die specielle Ansicht von Verworn kann schon desshalb nicht verallgemeinert werden, weil einmal bei gewissen aeroben Organismen die amöboide Thätigkeit und die Protoplasmaströmung nach völliger Entziehung des Sauerstoffs lange fortgesetzt werden, und weil sich bei anaeroben Bacterien die Entwickelung und die Thätigkeit der Cilien ohne die Mitwirkung von freiem Sauerstoff abspielt (vgl. II, § 141). Zudem setzen diese Hypothesen die Alleinherrschaft der (peripheren) Oberflächenenergie voraus und sind somit nicht mehr zulässig, wenn die Ausgestaltungen und Bewegungen ganz oder theilweise durch andere Mittel erzielt werden und erzielt werden müssen. Uebrigens

---

energie auch die hohen mechanischen Leistungen des Muskels bewirkt werden. Vgl. J. Bernstein, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1901, Bd. 85, p. 305.

1) Einer consistenten Plasmamasse können wir also auch dann keinen flüssigen Aggregatzustand zuschreiben, wenn sie real aus an sich flüssiger Plasmamasse formirt ist oder flüssiges Plasma innerhalb der consistenten Hüllschicht enthält. Ebenso kann man nicht mit P. Jensen (Pflüger's Archiv f. Physiol. 1900, Bd. 80, p. 227) dem Muskel die Eigenschaften einer Flüssigkeit zuschreiben, wenn seinem Aufbau auch eine an sich flüssige Masse zu Grunde liegen sollte. Uebrigens ist die Mechanik der Muskelcontraction ebensowenig aufgeklärt wie die Mechanik der Cilien, während z. B. die Mechanik der Contractionsbewegungen bei den Staubfäden der Cynareen u. s. w. auf den Antagonismus der constanten Elasticität der Zellwand und der variabeln Turgorspannung zurückgeführt ist (Bd. II, § 91).

2) M. Verworn, Die Bewegung d. lebendigen Substanz 1892, p. 60; Allgemeine Physiologie 1901, 3. Aufl., p. 595. — Dass der Kern nicht direct für die Bewegungsthätigkeit nöthig ist, ergiebt sich aus den Bd. I, p. 44; Bd. II, p. 705 mitgetheilten Erscheinungen.

3) P. Jensen, Die Protoplasmabewegung 1902, p. 29 (Separat. a. Ergebnisse d. Physiologie, Jahrgang I).

lässt sich die Erfahrung, dass bei äusseren Einwirkungen vielfach die contractorische Thätigkeit in den Vordergrund tritt, nicht als ein Argument für die genannten Hypothesen anführen. Denn ein solcher Erfolg wird immer herauskommen, wenn die Bedingungen für die expansorische Thätigkeit zurücktreten, gleichviel wie diese zu Stande kommt, und ob sie mit oder ohne Cohäsionswechsel ausgeführt wird. Es braucht aber nicht besonders hervorgehoben zu werden, dass die Bewegungsthätigkeit des Protoplasmas, wie alle vitale Thätigkeit, unter allen Umständen (direct oder indirect) von der Stoffwechselthätigkeit abhängt.

§ 138. Protoplasmaströmung.

Bekanntlich befindet sich das Protoplasma in vielen hautumkleideten Zellen in strömender Bewegung, und je nachdem die Strömung im Wandbelag den Zellsaft umkreist oder auch in den den Zellsaft durchsetzenden Strängen und Bändern thätig ist, pflegt man Rotations- und Circulationsbewegung zu unterscheiden. Diese beiden Typen sind indess durch Bindeglieder verknüpft. Denn wenn z. B. das Protoplasma einer Zelle durch Einziehen der Stränge und Bänder auf eine Wandschicht reducirt wird, geht die bisherige Circulationsbewegung nicht selten in eine Rotationsbewegung über[1]). Während bei dieser (Blattzellen von Vallisneria, Internodium von Nitella etc.) gewöhnlich dieselbe Bewegungsrichtung eingehalten wird, tritt bei der typischen Circulationsbewegung (Staubfadenhaare von Tradescantia etc.), analog wie bei den Plasmodien (II, § 136, 137), häufig eine Umwendung der Bewegungsrichtung ein, die sich in Intervallen von 1 Minute oder in einem längeren Rhythmus wiederholt[2]).

Gegenüber flinken Schwärmzellen (II, p. 704) ist die Plasmaströmung immer langsam. Denn im Maximum wurde in dem Plasmodium von Didymium serpula eine Bewegungsschnelligkeit von 10 mm in 1 Min. beobachtet, während für Dermatoplasten (Blattzellen von Vallisneria, Internodium von Nitella) selbst im günstigsten Falle die Stromschnelligkeit gewöhnlich nicht 1,6 mm in 1 Min. überschreitet[3]). Relativ ist das immerhin eine ansehnliche Schnelligkeit, da ein

1) Ueber solche Uebergänge infolge von Reizwirkungen vgl. Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 193.

2) Wir haben keine Veranlassung, Näheres über die Verbreitung und die formale Gestaltung der Plasmaströmungen mitzutheilen, und verweisen auf die Lehrbücher und die bezügliche Literatur, z. B. auf: Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 48; Velten, Bot. Ztg. 1872, p. 672; Wigand, Botanische Hefte 1885, Heft 1, p. 169; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 119. — Vgl. auch J. M. Janse, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 198 (Caulerpa); Ch. Ternetz, Ebenda 1900, Bd. 35, p. 273 (Ascobolus). [A. J. Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants 1903, erschien nach Abschluss dieses Kapitels und konnte leider nicht mehr benutzt werden. Die vorläufige Mittheilung in Proceedings of the Royal Society 1902, Bd. 69, p. 466—470 ist zu kurz gehalten, um Wesentliches daraus entnehmen zu können.]

3) Siehe die Zusammenstellung bei Hofmeister, l. c. p. 48. Weitere Beispiele in der oben und fernerhin citirten Literatur. J. C. Arthur (Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 493) beobachtete bei Rhizopus nigricans eine Strömungsschnelligkeit von 3,3 mm in 1 Min. — Um Praktikanten eine Vorstellung über die reale Schnelligkeit der

Protoplasmatheilchen die ihm in der Blattzelle von Vallisneria zur Verfügung stehende Bahn 4—6mal in 1 Min. durchläuft, also öfter, als es das beste Rennpferd in der Rennbahn fertig bringt.

Obgleich im Protoplasma niemals vollständige Ruhe herrscht (II, § 133), so giebt es doch zahlreiche Zellen, in denen eine Strömung direct nicht wahrzunehmen und in keiner Weise zu erwecken ist, während bei anderen Zellen durch Verwundung oder andere Reize eine sehr lebhafte Strömung hervorgerufen werden kann (II, § 153). Letzteres ist unter anderm bei den Blättern von Vallisneria der Fall, während z. B. in den Haaren der Blätter von Cucurbita und Urtica, sowie der Staubfäden von Tradescantia u. s. w. die Strömung auch unter normalen Bedingungen zur Ausbildung kommt. Uebrigens pflegt in den Urmeristemzellen die Plasmaströmung zu fehlen, die sich mit der Vergrösserung der Vacuolen einstellt, also in irgend einer Entwickelungsphase ein Maximum erreicht und dann häufig bis zum Lebensende andauert[1]). Die Plasmodien der Myxomyceten beweisen aber, dass eine Strömungsbewegung ohne die Ausbildung einer ansehnlichen Zellsaftvacuole möglich ist. Auch in den mit Plasma erfüllten Urmeristemzellen sind unter Umständen gewisse Strömungsbewegungen zu finden[2]). Die Fäden von Spirogyra zeigen aber, dass bei dem Vorhandensein einer grösseren Zellsaftmasse auch in den embryonalen Zellen eine normale Protoplasmaströmung bestehen kann.

Ist somit eine sichtbare Plasmaströmung nicht generell nothwendig, so dürfte dieselbe doch da, wo sie vorhanden ist, auf einen gewissen Zweck berechnet sein, wenn wir auch nicht wissen, ob dieser in der Beschleunigung des Stofftransportes oder in anderen Functionen zu suchen ist (vgl. I, p. 602). Unmöglich ist es freilich auch nicht, dass die Plasmaströmung unter Umständen nur die unvermeidliche Begleiterscheinung der anderweitigen Thätigkeit ist[3]). In manchen Fällen, wie in dem theilungsthätigen Urmeristem, mag es aber sogar vortheilhaft sein, dass die Plasmaströmung, also eine lebhafte Bewegungsthätigkeit, fehlt, die vielleicht das Zustandekommen von Gruppirungen erschweren würde, welche im Protoplasma für bestimmte Ziele und Zwecke angestrebt und ausgeführt werden. Uebrigens ist schon (II, p. 698) allgemein betont worden, dass zwar die Protoplasmaströmung von der Stoffwechselthätigkeit abhängt, dass aber keineswegs eine besonders lebhafte Stoffwechselthätigkeit eine Protoplasmaströmung zur Folge haben muss, die z. B. durch Chloroform sistirt wird, obgleich die Athmung fortdauert oder sogar zunimmt.

Mit Ausnahme der der Zellhaut anliegenden Hautschicht pflegt das ganze

---

Plasmaströmung zu geben, lasse ich bei schwacher Vergrösserung die Bewegung der Spitze des Minuten- und Secundenzeigers einer Taschenuhr z. B. mit der Plasmaströmung in den Blattzellen von Vallisneria vergleichen, die ungefähr mit der Bewegungsschnelligkeit des Minutenzeigers übereinstimmt.

1) Siehe z. B. Wigand, l. c. p. 186, ferner Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860. Heft 2, p. 61 ff.; Vesque-Püttlingen, Bot. Ztg. 1876, p. 574; A. Braun, Berichte über die Verhandlungen d. Berliner Akademie 1852, p. 214 u. s. w.

2) Vgl. z. B. Bütschli, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1900, Bd. 10, p. 52.

3) Augenscheinlich ist das Strömen des Endoplasmas in dem Plasmodium der Myxomyceten nur die Folge der amöboiden Ausgestaltung des Ectoplasmas Bd. II, p. 718.

Cytoplasma der thätigen Zelle zu strömen oder doch zum Strömen befähigt zu sein[1]). Da die Hautschicht auch ruhend bleibt, wenn sie durch Plasmolyse von der Zellwand abgehoben ist[2]), so kann der Mangel des Strömens nicht durch die Anpressung an die Zellhaut, d. h. durch die hierdurch bewirkte mechanische Hemmung, verursacht sein. Die nächstliegende (allerdings nicht erwiesene) Annahme ist die, dass die Ruhe, analog wie bei dem Plasmodium der Myxomyceten (II, p. 717), durch eine gewisse Steigerung der Cohäsion hervorgerufen wird, die aber nicht so weit geht, dass der zähflüssige Zustand aufgehoben wird. Denn ohne eine relative Steigerung der Cohäsion würde die Hautschicht voraussichtlich durch die mechanische Wirkung des vorbeiströmenden Cytoplasmas in eine gleichsinnige Bewegung gesetzt werden. Jedenfalls lehrt die Erfahrung, dass sowohl die innere, den Wandbelag, als auch die die Plasmastränge überziehende Plasmahaut (Vacuolenhaut) mitströmt[3]), dass die Strömung nicht durch die physikalische Oberflächenspannung unmöglich gemacht wird, die an der Grenzfläche von Protoplasma und Zellsaft besteht. Da aber bei vielen Pseudopodien (II, p. 719), voraussichtlich auch bei dem extracellularen Plasma der Diatomeen (II, p. 708), die an das umgebende Wasser grenzende Plasmaschicht mitströmt[4]), so ist es wohl möglich, dass fernerhin Zellen gefunden werden, in denen sich die der Zellhaut angepresste Plasmahaut mitbewegt oder doch strömungsfähig ist.

Ohnehin kann es sich bei der Hautschicht, die aus dem flüssigeren Cytoplasma entsteht und in dieses wieder umgebildet werden kann (I, § 18), immer nur um eine relative Ruhe handeln, und bei mechanischen Deformationen (Plasmolyse etc.), sowie bei der amöboiden Ausgestaltung der Plasmodien etc., werden in der Hautschicht thatsächlich Verschiebungen und Bewegungen ausgeführt. Uebrigens ist die Hautschicht bei Dermatoplasten zumeist sehr dünn und erreicht sogar bei Chara und Nitella, wo ihr die ruhenden Chlorophyllkörner angelagert bezw. eingebettet sind, nur eine geringe Mächtigkeit. Zudem ist die ruhende Hautschicht nur unbestimmt gegen das strömende Cytoplasma abgegrenzt und dürfte (analog wie das Ectoplasma der Plasmodien) zeitweise eine gewisse Veränderung ihrer Dicke erfahren.

Abgesehen von dieser Plasmahaut können sich grössere oder kleinere Massen des übrigen Cytoplasmas vorübergehend oder dauernd in (relativer) Ruhe befinden. Eine transitorische Ruhephase tritt stets bei der rhyth-

---

1) Velten, Flora 1873, p. 97; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 35, 45 u. s. w.; Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 269; Wigand, l. c. p. 194; G. Hörmann, Studien über die Protoplasmaströmung bei d. Characeen 1898, p. 24. A. Hanstein, Botan. Abhandlg. 1880, Bd. 4, Heft 2, p. 15 nimmt, ohne besondere Argumente anzuführen, an, dass der ganze Protoplast, und somit auch die Hautschicht, dauernd in dem Zellwandgehäuse verschoben werde.

2) Aus der Ruhe der der Oberfläche adhärirenden Fremdkörperchen ist sicher zu ersehen, dass die äussere Hautschicht des plasmolysirten Protoplasten sich nicht fortbewegt.

3) Velten, l. c. p. 98; Hofmeister, l. c. p. 43; Berthold, l. c. p. 122; Rhumbler, Zeitschr. f. allgemein. Physiologie 1902, Bd. 1, p. 304. An diesen Stellen ist auch mitgetheilt, dass in dem an das Protoplasma anstossenden Zellsaft eine gleichsinnig gerichtete Strömung stattfindet.

4) Dasselbe ist auch bei Pelomyxa der Fall, vgl. Bd. II, p. 719 Anm.

mischen Umkehrung der Strömungsrichtung ein. Zuweilen sind z. B. in dem Wandbelag nur einzelne Streifen in strömender Bewegung. Wenn aber die Hauptmasse strömt, so ist doch zwischen der aufsteigenden und der absteigenden Partie des Rotationsstromes, analog wie zwischen zwei entgegengesetzt gerichteten Meeresströmungen, eine schmale oder auch eine breitere Ruheschicht vorhanden, die speciell bei Chara und Nitella durch das Fehlen der Chlorophyllkörper markirt wird. In wie weit diese und ähnliche Verhältnisse allein durch die Vertheilung und den Wechsel der motorischen Kräfte und der Widerstände oder auch durch die Mithilfe einer localisirten Cohäsionsveränderung bedingt sind, muss dahin gestellt bleiben. Uebrigens ist es einleuchtend, dass es nur zu unbestimmten, allgemeinen oder localisirten Bewegungen im Protoplasma kommen wird, wenn die motorische Energie ungenügend ist, um eine volle Strömung zu bewirken, oder wenn dieselbe localisirt und wechselnd angreift. In der That sind solche Vorgänge, zu denen auch ein Theil der sog. Glitschbewegungen[1]) gehört, in gewissen Fällen dauernd oder zeitweise bei Wiederbeginn der Strömung nach Chloroformiren, nach partieller Desorganisation etc.) zu beobachten.

Die directe Beobachtung zeigt aber, dass sich (abgesehen von der Hautschicht etc.) die ganze strömende Plasmamasse in Bewegung befindet[2]), und dass, ebenso wie in einer jeden anderen strömenden Flüssigkeit, auch die inactiven Einschlüsse mit fortgerissen werden. In der That werden nicht nur Krystalle, Stärkekörner, Vacuolen etc., sondern auch öfters die Chlorophyllkörper und der Zellkern passiv mitgeführt. Dieses Schicksal widerfährt aber auch einem jedem selbstbeweglichen Organismus, der sich in strömendem Wasser befindet, und es ist also durchaus nicht ausgeschlossen, dass die mitgerissenen Chlorophyllkörper. Zellkerne etc. diejenigen verhältnissmässig langsamen, anderweitigen Fortbewegungen anstreben, die wir sie thatsächlich da ausführen sehen, wo sie sich in einem nicht strömenden Protoplasma befinden[3]). Jedenfalls treten diese Bestrebungen, sofern sie vorhanden sind, in dem relativ schnell strömenden Protoplasma zurück, in welchem in Folge der herrschenden physikalischen Bedingungen, auch bei den passiven Körpern, die Schnelligkeit und die Form der Bewegung verschiedenartig ausfallen.

Denn wenn z. B. ein an sich bewegungsloses Körperchen einseitig einer ruhenden oder langsamer bewegten Plasmaschicht anliegt, so wird es unter Umständen in drehende Bewegungen versetzt und zudem langsamer fortbewegt, als ein Körper. der sich allseitig in dem schnell strömenden Plasma befindet[4]). Ferner werden

---

1) Vgl. Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchung. 1855, Heft 1, p. 49; Beiträge z. wissenschaftl. Botan. 1860, Heft 2, p. 10, 84; Velten, Bot. Ztg. 1872, p. 651; ferner Wigand, Botanische Hefte 1885, Heft 1, p. 180, der von Disgressionsbewegungen redet. Zum Theil sind solche Bewegungen auf das Hin- und Herbewegen einzelner Körnchen im Plasma beschränkt.

2) Es existirt also nicht etwa ein festeres Gerüstwerk, zwischen dem sich das flüssigere Plasma strömend bewegt. Dass der Wabenbau die Zähflüssigkeit nicht verhindert, ist schon Bd. II, p. 720 erwähnt, und ist auch aus den gegenseitigen Verschiebungen während des Strömens zu ersehen.

3) Vgl. Bd. II, § 139, sowie Bütschli, l. c. p. 205, u. die bei diesem citirte Literatur

4) Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 698; Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. 1860. Heft 2, p. 66; Velten, Activ oder passiv? Oesterr. Botan. Zeitschrift 1876, Nr. 8; Berthold,

z. B. durch das Anhäufen von Stärkekörnern, Chlorophyllkörnern etc. nicht selten Hemmungen hervorgerufen, die zuweilen zur Folge haben, dass das übrige Plasma um diese locale Stauung, wie um eine Insel, herumfliesst, bis dann endlich das Hinderniss fortgerissen wird[1]). Auf diese, aber auch auf andere Weise, werden Umrissänderungen des Protoplasmas gegen den Zellsaft hin erzielt, die zuweilen eine lebhafte amöboide Ausgestaltung bewirken.

Mechanik und Historisches. Die Mechanik der Protoplasmaströmung ist noch nicht aufgeklärt, und bis dahin ist nicht einmal festgestellt, ob die Betriebsenergie an der Berührungsfläche von Zellsaft und Protoplasma oder im Inneren des Protoplasmas erzeugt wird. Ein bestimmter Schluss ist auch nicht aus der Thatsache abzuleiten, dass die Vacuolenhaut mitströmt (II, p. 725), und dass sich der Zellsaft (wie die darin schwebenden Partikel erkennen lassen) in gleichsinniger Bewegung befindet[2]). Da ferner die Strömung nicht nur von der Intensität und der Angriffsweise der Betriebsenergie, sondern auch von der Cohäsion, überhaupt von den Widerständen u. s. w. abhängt, so können verschiedene Ursachen eine Störung hervorrufen und bewirken, dass im allgemeinen die Bewegungsschnelligkeit im Protoplasma von dem Zellsaft gegen die Zellwand hin abnimmt[3]).

Wenn man nun auch geneigt sein wird, mit Berthold und den schon früher genannten Autoren[4]), die Ursache der Protoplasmaströmung in der regulatorisch gelenkten Veränderung der Oberflächenspannung, bezw. der Ausbreitungsbewegungen an der Grenzfläche von Protoplasma and Zellsaft, zu suchen, so ist doch zuzugeben, dass ein entscheidender Beweis für diese Ansicht nicht erbracht ist. Denn die Experimente mit Oelseifen u. s. w. (II, p. 715) zeigen nur, dass auf die angedeutete Weise in dem zähflüssigen Protoplasma eine Strömung zu Stande kommen kann, wenn die physikalischen Bedingungen für diese Bewegung z. B. dadurch geschaffen werden, dass das Protoplasma in bestimmter und veränderlicher Weise Stoffe durch die Vacuolenhaut ausscheidet,

---

l. c. p. 118, 150; Wigand, l. c. p. 195; Hörmann, l. c. p. 24. — Eine gewisse Senkung der Einschlüsse kann auch durch das Eigengewicht, also durch die Schwerkraft, veranlasst werden. Vgl. II, § 147.

1) Meyen, Pflanzenphysiologie 1838, Bd. 2, p. 220; Nägeli, l. c. p. 62; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 44; Rhumbler, Zeitschr. f. allgemeine Physiolog. 1902, Bd. 1, p. 321. — Ueber die mechanische Wirkung der Protoplasmaströme vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 172.

2) Vgl. Bd. II, p. 725 Anm., sowie II, p. 715 Anm. in Bezug auf die Bewegungen in Oelseifen. Eine entgegengesetzt gerichtete Strömung würde entstehen, wenn die Fortbewegung (wie beim Rudern etc.) durch die Wirkung einer Bewegung gegen das Wasser erzielt würde. [Vgl. auch Ewart, l. c. 1903, p. 101.]

3) Wigand, l. c. p. 196; Berthold, l. c. p. 123.

4) Vgl. Bd. II, p. 715 Anm. Siehe besonders Berthold, l. c. p. 115, und Bütschli, l. c. p. 210, sowie Pfeffer, Plasmahaut und Vacuolen 1890, p. 277. An der zuletzt genannten Stelle ist auch hervorgehoben, dass die spezielle Auffassung Quincke's, welcher zudem die motorisch wirksame Oberflächenspannung an die ruhende, äussere Grenzschicht des Protoplasmas verlegt, nicht richtig sein kann. Ebenso ist darauf hingewiesen, dass die hemmenden Einflüsse von Chloroform, Ammoniak etc. einer kritischen Forschung vielleicht Handhaben zur Aufklärung der maassgebenden Vorgänge bieten werden.

oder wenn auf andere Weise die Oberflächenspannung rhythmisch fortschreitend verändert wird[1]).

Sofern durch die Oberflächenspannung, oder auf irgend eine andere Weise, localisirte und fortschreitende Contractionen und Expansionen (und hierdurch eine Abnahme und Zunahme der Dicke des Wandbelags etc.) derart erzielt werden, dass fortschreitende Contractionswellen über den Protoplasmakörper (die Vacuolenhaut verlaufen, könnte auch auf diese Weise eine Strömung entstehen[2]). Da man aber eine solche contractorische Thätigkeit nicht beobachtet, da sich vielmehr in manchen Fällen die Umrisse des strömenden Protoplasmas (gegen den Zellsaft) nicht wesentlich ändern, so ist, wie von de Bary u. A.[3]) hervorgehoben wurde, die soeben angedeutete Auffassung nicht gerechtfertigt, die von Corti[4]) (1774), sowie von Heidenhain[5]), Kühne[6]) u. A. vertreten wurde.

Es ist durchaus nicht nöthig, dass die Plasmaströmung in den Dermatoplasten in analoger Weise wie bei den gymnoplasten Plasmodien etc., also durch eine Contractionsthätigkeit der peripheren Schicht, zu Stande kommt (II, p. 718). In beiden Fällen werden aber offenbar andere Mittel angewandt, als bei den Hyphen von Ascobolus carneus, in welchen (wie vielleicht in manchen anderen Fällen nach Ch. Ternetz[7]) die lebhafte, hin- und hergehende Plasmaströmung dadurch erzielt wird, dass das Protoplasma durch die antagonistische Vergrösserung und Verkleinerung der Vacuolen abwechselnd in acropetaler und basipetaler Richtung fortgetrieben wird.

Es ist nicht geboten, die verschiedenen Bedingungen und Modalitäten darzulegen, unter denen auch durch die Thätigkeiten und Veränderungen im Inneren des Protoplasmas eine Strömung verursacht werden könnte[8]). Ich beschränke mich hier mit dem Hinweis auf die Theorien von Engelmann[9]) und Hofmeister[10]), von denen der erstere die Protoplasmaströmung in einer nicht näher zu erörternden Weise durch die schon (II, p. 721) erwähnten Dimensionsänderungen der Inotagmen zu Stande kommen lässt. Hofmeister nimmt dagegen an, dass in dem Protoplasma durch die rhythmische, in bestimmter Richtung fortschreitende Abnahme und Zunahme der Imbibition eine Wasserströmung und durch die mechanische Wirkung dieser die Strömung des Protoplasmas hervorgerufen wird. Die Annahme von Brücke[11]) und Heidenhain[12]), nach der die Contractionsthätigkeit eines internen, fibrillären Gerüstes die motorische Energie liefert, durch

---

1) Da es sich hierbei um die Bewegung von flüssigem Protoplasma handelt, so st nur ein geringer Energieaufwand nöthig. Vgl. II, p. 715. [Ewart, l. c. 1903.]

2) Ebenso wird man eine Rotationsströmung erhalten, wenn man an einem ringförmigen, mit Wasser gefüllten Kautschukschlauch eine fortschreitende Contractionswelle dadurch erzeugt, dass man den angepressten Finger im Kreise herumführt.

3) A. de Bary, Flora 1862, p. 250; M. Schultze, Das Protoplasma d. Rhizopoden u. der Pflanzenzellen 1863, p. 40; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 389 u. s. w.

4) Citirt bei Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 666.

5) Heidenhain, Studien d. physiolog. Instituts in Breslau 1863, II, p. 60.

6) Kühne, Untersuch. über d. Protoplasma 1864, p. 73, 91.

7) Ch. Ternetz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 273.

8) Literatur bei Bütschli, Untersuch. über mikroskopische Schäume 1892 p. 173.

9) Vgl. Bd. II, p. 721.

10) Vgl. Bd. II, p. 721.

11) Brücke, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1862, Bd. 46, Abth. 2, p. 36.

12) M. Heidenhain, Einiges über die sog. Protoplasmaströmungen 1897 (Separat a. Sitzungsb. d. physik.-medic. Gesellsch. zu Würzburg).

welche die flüssige, plasmatische Zwischenmasse in Bewegung gesetzt wird, ist mit der Thatsache nicht vereinbar, dass die Gesammtmasse des Protoplasmas in Strömung gefunden wird (II, p. 726).

Mit Uebergehung anderer Ansichten von nur historischem Werthe sei noch erwähnt, dass Amici[1]) sowie Velten[2]) die Ursache der Plasmaströmung in electrischen Wirkungen suchten. Die Unrichtigkeit dieser Auffassung ergiebt sich, abgesehen von anderen Gründen, daraus, dass die Plasmaströmung durch die Einwirkung eines starken Magneten nicht beeinflusst wird[3]).

Beeinflussung durch die Zellgestalt und den Gewebeverband. Das Zustandekommen und die Richtung der Bewegung hängt stets von verschiedenen Factoren ab (II, p. 726). Es ist desshalb z. B. fraglich, ob es schon durch die Richtung der motorischen Thätigkeit oder erst durch den directen Einfluss der Gestalt der Zelle bewirkt wird, dass sich der typische Rotationsstrom in cylindrischen Zellen gewöhnlich parallel zur Längsachse der Zelle[4]) orientirt, d. h. so, dass er nach Velten[5]) denjenigen Weg benutzt, welcher den geringsten Widerstand bietet. Uebrigens giebt es Abweichungen von dieser Regel. Auch ist z. B. noch nicht aufgeklärt, warum bei Chara der Rotationsstrom eine schraubige Bahn beschreibt, und in wie weit die entsprechende Anordnung der Chlorophyllkörper durch diese Bewegung bedingt ist oder auf diese zurückwirkt[6]).

In einem Gewebeverband kommen einmal die hierdurch bedingte Ausgestaltung der Zellen und ausserdem die wechselseitigen Beeinflussungen in Betracht (II, § 45). Diese werden in sehr auffälliger Weise u. a. dadurch bemerklich, dass sich von einer Wundstelle aus die Erweckung bezw. Beschleunigung der Plasmaströmung öfters bis in fernliegende Zellen ausbreitet (II, § 153). Offenbar kann auch die bestimmte Orientirung der Protoplasmaströme in den miteinander verketteten Zellen (z. B. in den Internodial-, Berindungszellen etc. von Chara)[7]) durch die correlativen Beziehungen regulirt werden. Eine solche Beziehung tritt indess in vielen Fällen nicht hervor, und oft scheint sich die Richtung der Rotationsströmung in der oben angegebenen Weise auch dann der Form der Zelle anzupassen, wenn dadurch in den aneinanderstossenden Zellen eine verschiedenartige Orientirung der Ströme herbeigeführt wird.

Dass die Protoplasmaströmung zunächst auch in kernlosen Protoplasmamassen von statten geht, wurde bereits Bd. I, p. 44 mitgetheilt.

---

1) Siehe Göppert u. Cohn, Bot. Zeitung 1849, p. 666.

2) Velten, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 73, Abth. 1, p. 343.

3) Becquerel, Compt. rend. 1837, Bd. 5, p. 784; Dutrochet, Compt. rend. 1846, Bd. 22, p. 619; Reinke, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1882, Bd. 27, p. 140.

4) Nägeli, Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 62. Einige Beobachtungen auch bei A. Braun, Berichte über d. Verhandlg. d. Berliner Akademie 1852, p. 214; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 36.

5) Velten, Flora 1873, p. 86; Berthold, l. c. p. 120.

6) Nach A. Braun (l. c. p. 225) stellt sich die schraubige Bewegung erst mit der Torsion des Internodiums ein. Siehe auch Berthold, l. c. p. 121; Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung b. d. Characeen 1898, p. 16. Nach Rhumbler, Zeitschrift f. allgem. Physiologie 1902, Bd. 1, p. 300, wird die Lage der Chlorophyllkörper bei Chara durch die Stromrichtung bedingt. — Einige weitere Beispiele für eine ausnahmsweise schraubige Strombahn z. B. bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 236; Velten l. c. p. 85.

7) A. Braun, l. c. p. 231. — Für andere Pflanzen vgl. auch Hofmeister, l. c. p. 40; Berthold, l. c. p. 121.

§ 139. Pulsirende Vacuolen.

Die Vacuolen, die im Dienste des Protoplasmas zu verschiedenen Zwecken formirt werden, sind in dem lebensthätigen Organismus differenten und auch formativen Veränderungen unterworfen, die sich in Volum- und Gestaltsänderungen, in Verschmelzungen, im Entstehen und Vergehen kund geben (I, p. 35, 40, 116). Sofern sich aber Verschwinden (bezw. Verkleinern) und Wiedererscheinen (bezw. Vergrössern) in einem gewissen Rhythmus wiederholen, so sprechen wir von pulsirenden oder contractilen Vacuolen. Diese sind besonders schön und mannigfaltig bei Infusorien[1]) und vielen Protozoen ausgebildet, finden sich indess auch bei verschiedenen Thallophyten, so z. B. bei den meisten Volvocineen und Flagellaten[2]), bei einigen Palmellaceen[3]), bei den Schwärmsporen von Stigeoclonium, Chaetophora[4]), Ulothrix[5]), Microspora[6]) und manchen anderen Algen, bei den Schwärmsporen von Saprolegnia[7]), Cystopus[8]) und bei den Schwärmern und Plasmodien der Myxomyceten[9]).

Bei den höheren Pflanzen sind bis dahin keine typischen pulsirenden Vacuolen nachgewiesen, die indess mit anderen Vacuolen durch Bindeglieder verknüpft sind. Denn alle Vacuolen werden in derselben Weise in dem Protoplasma gebildet, und ferner giebt es alle Uebergänge zwischen Vacuolen, deren Volumen sich ansehnlich oder nicht merklich ändert[10]). So lässt sich in manchen Vacuolen die Pulsation durch äussere Eingriffe beliebig reduciren und sistiren, während andererseits wohl eine jede Vacuole gewisse Volumschwankungen erfährt oder doch erfahren kann[11]). Thatsächlich führen die Vacuolen (der Zellsaft) periodische Volumschwankungen aus, wenn sich die Concentration (die osmotische Wirkung) des umgebenden Wassers rhythmisch ändert, und es

---

1) Bütschli, Protozoen 1880—88, p. 1411.

2) Bütschli, l. c. p. 708; O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 69 u. die an dieser Stelle citirte Lit.; Cohn, Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen 1877, Bd. 2, p. 117; Klebs, Unters. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1883, Bd. 1, p. 246; G. Senn, in Engler's Natürl. Pflanzenfamilien 1900, Th. I, Abth. 1, p. 101 u. s. w.

3) Cienkowski, Bot. Ztg. 1865, p. 22; 1876, p. 70.

4) Cienkowski, Bot. Ztg. 1876, p. 70.

5) Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1875, p. 157; Dodel, Bot. Ztg. 1876, p. 183.

6) E. Maupas, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 1451. — Weitere Angaben über Algen bei Falkenberg in Schenk's Handbuch d. Botanik 1882, Bd. 2, p. 194. Vgl. ferner Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 12; Woronin, Bot. Ztg. 1880, p. 628 (Chromophyton) etc.

7) Rothert, Cohn's Beitr. z. Biolog. 1892, Bd. 5, p. 323.

8) de Bary, Bericht. d. naturf. Gesellsch. z. Freiburg 1860, p. 8.

9) de Bary, Mycetozoen 1864, p. 41, 81; Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 329; Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 192, 219, 336. — Ueber Amöben siehe Bütschli, l. c. p. 105; Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1878, Bd. 7, p. 256.

10) Bd. I, p. 40; Pfeffer, l. c.; Bütschli, l. c. p. 1412, 1435; Rhumbler, l. c.

11) Ueber Formänderung der Vacuolen durch die mechanische Wirkung der Plasmaströmung, die Unterbringung in eine dünne Plasmaschicht etc. siehe Pfeffer, l. c. p. 257.

ist nicht zu bezweifeln, dass mit den mannigfachen periodischen Processen vielfach auch eine gewisse rhythmische Veränderung der Vacuolen verbunden ist[1]). Das ist z. B. bei Closterium und einigen anderen Desmidiaceen der Fall, bei welchen sich in der Nähe der beiden Pole je eine Vacuole befindet, die sich jedesmal verkleinert, wenn die Protoplasmaströmung gegen sie (gegen das bezügliche Zellende) gerichtet ist, bei der umgekehrten Bewegung des Protoplasmas aber wiederum an Volumen zunimmt[2]). Ferner wurde schon (II, p. 728) berichtet, dass in den Hyphen von Ascobolus, und voraussichtlich in verschiedenen anderen Fällen, eine causale Beziehung zwischen Protoplasmaströmung und Volumänderung der Vacuolen besteht. Weiter ist z. B. mit den periodischen Bewegungen der Blätter und Blättchen von Desmodium, Trifolium etc. eine rhythmische Vergrösserung und Verkleinerung der Zellen, also auch des Zellsaftes (der Vacuolen) verknüpft (II, § 82). Eine solche Volumschwankung tritt ebenfalls in den Staubfäden der Cynareen und in den Gelenken von Mimosa pudica bei einer jeden Reizbewegung ein, bei der eine ansehnliche Menge Wasser aus der Zelle hervorgepresst wird (II, § 91).

Es sei hier nur kurz erwähnt, dass die stets kleinen, pulsirenden Vacuolen bei den oben genannten vegetabilischen Organismen, mit Ausnahme der Plasmodien, nur in geringer Zahl (1—3) vorhanden sind und sich während ihrer Thätigkeit zumeist an einer bestimmten Stelle halten[3]). Dagegen besitzt das Plasmodium der Myxomyceten zahlreiche pulsirende Vacuolen, die sich nicht nur in dem relativ ruhenden Ectoplasma, sondern auch in dem strömenden Endoplasma befinden. In allen bekannten Fällen stimmen die pulsirenden Vacuolen darin überein, dass das Zusammenfallen, die Systole, sehr schnell, die Regeneration, die Diastole, viel langsamer von statten geht[4]). In der Systole fällt die Vacuole gewöhnlich plötzlich zusammen, nimmt dann, nach dem Wiedererscheinen an derselben oder an einer andern Stelle, zunächst schnell, dann langsamer zu, um nach Erreichung einer gewissen Grösse[5]) abermals mit einem Rucke zu verschwinden. Bei grösseren Vacuolen oder bei langsamerer Thätigkeit lässt sich indess beobachten, dass bei der Systole das Volumen zwar schnell, aber doch allmählich und bei den nicht gänzlich schwindenden Vacuolen nur bis zu einem gewissen Grade abnimmt.

Die Pulsationsfrequenz ist natürlich von den Aussenbedingungen abhängig

---

1) Ueber das osmotische System und Gleichgewicht in der Zelle vgl. Bd. I, § 24.

2) de Bary, Untersuch. ü. d. Familie d. Conjugaten; Schumann, Flora 1875, p. 66; A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, p. 142.

3) Näheres in der citirten Lit. Aus der Zusammenstellung bei Bütschli (l. c. p. 708) ist z. B. zu ersehen, dass die meisten Volvocineen 2, Volvox aber nur 1, Chlorogonium dagegen zahlreiche Vacuolen enthalten. Aehnliche Differenzen finden sich auch bei Infusorien etc. Nach Massart (Bullet. d. l'Academie royale de Belgique 1901, p. 100) hat eine Erwärmung von Paramaecium aurelia auf 30—35° C. die Bildung einer grösseren Zahl von Vacuolen zur Folge. Auch bei den Plasmodien ist die Zahl der pulsirenden Vacuolen Schwankungen unterworfen, während dieselbe constant zu bleiben pflegt, wenn nur 1 oder 2 Vacuolen vorhanden sind.

4) Auch bei den aitiogenen Reizbewegungen pflegt die Rückregulation langsamer von statten zu gehen, als die Reizreaction (II, p. 366).

5) Die Vacuolen in dem Plasmodium von Aethalium septicum und Chondrioderma haben dann einen Durchmesser von 0,004—0,01 mm. Pfeffer, l. c. p. 192.

und erreicht z. B. mit einer gewissen, optimalen Temperatur ein Maximum. Unter günstigen Aussenbedingungen wurde z. B. das Zeitintervall zwischen zwei Entleerungen bei den Zoosporen von Ulothrix zu 12—15 Sec.[1]), bei Gonium zu 26—60 Sec.[2]) gefunden. Aehnlich dürften sich die Mehrzahl der typischen Pulsationsvacuolen verhalten. Diese führen aber in dem Plasmodium von Aethalium und Chondrioderma gewöhnlich erst in 60—90 Sec.[3]) einen Rhythmus aus, und in diesen Plasmodien arbeiten die sich nicht ganz entleerenden Vacuolen oft viel langsamer[4]). Da zudem für ein Infusorium (Spirostomum teres) die Pulsationsfrequenz zu 30—40 Min. angegeben wird[5]), so dürfte es wohl auch bei den vegetabilischen Organismen Vacuolen geben, deren Rhythmus so langsam ist, dass die periodische Pulsation bisher übersehen wurde.

Von der Regel, dass bei Gleichheit der Aussenbedingungen annähernd dieselbe Pulsationsfrequenz eingehalten wird (vgl. die citirte Literatur), giebt es begreiflicherweise Ausnahmen[6]). So fielen die Zeitintervalle, die Cienkowski[7]) bei gewissen Palmellaceen beobachtete, sehr ungleich aus, und diejenigen Vacuolen der Plasmodien, die bei der Contraction nicht ganz verschwinden, pflegen sehr unregelmässig zu arbeiten[8]). In den Plasmodien findet man die benachbarten Vacuolen in den verschiedensten Phasen der Systole und der Diastole. Besitzt aber eine Zelle nur zwei Vacuolen, so scheinen die Pulsationen der Regel nach zu alterniren, so dass die eine Vacuole in der Wiederbildung oder Vergrösserung begriffen ist, während die andere zusammensinkt[9]). Jedoch wurde mehrfach, so z. B. von Cienkowski bei gewissen Palmellaceen, die gleichzeitige Contraction beider Vacuolen beobachtet.

Nach den Erfahrungen über animalische und vegetabilische Wesen wird bei dem Zusammenfallen einer pulsirenden Vacuole die Inhaltsflüssigkeit entweder nach aussen (in das umgebende Wasser) entleert oder von dem Protoplasma aufgenommen. Ersteres scheint bei den Infusorien die Regel zu sein[10]), bei denen besondere Ausführungsgänge differencirt sind, die bei vielen animalischen Organismen und, wenn wir von den Flagellaten absehen, bei denjenigen Organismen zu fehlen scheinen, die man zu dem Pflanzenreich zu rechnen pflegt. An die Existenz von besonderen Ausführungsgängen oder Ausführungsstellen ist indess die Entleerung nach Aussen nicht gebunden. Dieses zeigen z. B. gewisse Amöben, bei denen das Zusammenfallen und die Entleerung einfach dadurch erfolgen, dass die Plasma-

---

1) Strasburger, sowie Dodel, l. c.

2) Cohn, Nova Acta Academ. Caesar. Leopold, 1854, Bd. 24, 1, p. 196. Weitere Angaben bei Bütschli, l. c. p. 714 und in der übrigen citirten Literatur. Bei Bütschli (l. c. p. 1453) finden sich auch Zusammenstellungen über die Pulsationsfrequenz bei Infusorien.

3) Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 329.

4) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 192.

5) Bütschli, l. c. p. 1454.

6) Ueber den Rhythmus bei der Zuwachsbewegung und bei Krümmungsbewegungen vgl. II, § 5, 79, 80 etc.

7) Cienkowski, Bot. Ztg. 1865, p. 22.

8) In den einzelnen Zellen der Colonie von Gonium etc. wird zuweilen annährend derselbe Rhythmus eingehalten.

9) Siehe Bütschli, l. c. p. 713 u. die dort citirte Literatur.

10) Vgl. Bütschli, sowie O. Hertwig, l. c.

schicht, welche die peripherisch liegende Vacuole von dem umgebenden Wasser trennt, einreisst, nachdem sie durch die Vergrösserung oder durch das Hinausdrängen der Vacuole in genügendem Maasse verdünnt worden ist[1]. Auf diese Weise werden augenscheinlich auch bei den Myxomyceten eine Anzahl der pulsirenden, aber auch der nicht pulsirenden Vacuolen entleert, die an die Peripherie des Plasmodiums zu liegen kommen[2]. Dagegen ist bei den im Inneren des Plasmodiums befindlichen Vacuolen (II, p. 731) nur eine Entleerung in das umgebende Protoplasma möglich. Letzteres gilt für alle Fälle, in denen die Vacuole nicht an die Peripherie des Protoplasmas und auch nicht an einen von der Peripherie sich in das Innere erstreckenden (bezw. sich bildenden) Ausführungsgang stösst. Es kann sich also im näheren nur darum handeln, ob die ausgestossene Vacuolenflüssigkeit im Protoplasma verbleibt (imbibirt wird etc.) oder durch Vermittelung desselben nach aussen gelangt. In diesem Falle wird dann eine entsprechende Volumabnahme des (gesammten) Protoplasten eintreten[3].

Die Entleerung durch die erwähnte physikalische Zerreissung der Vacuolenhaut ist aber ausgeschlossen, wenn die Vacuole allseitig und dauernd mit einer ansehnlichen Plasmaschicht umgeben ist, da diese, sowie die zu ihr gehörige Vacuolenhaut, eine durchaus plastische (zähflüssige) Masse ist. Unter diesen Umständen wird es sich also bei der Systole um eine Druckfiltration handeln, durch die in der That, bei Herstellung der entsprechenden Bedingungen, sehr schnell eine partielle oder totale Entleerung der Vacuole möglich ist.

Zur Beurtheilung aller dieser Verhältnisse ist zu beachten, dass in einer jeden Vacuole ein Antagonismus zwischen dem für die Existenz unerlässlichen osmotischen Druck in der Vacuolenflüssigkeit und dem von der Vacuolenhaut ausgehenden Centraldruck besteht, dass somit eine Volumänderung der Vacuole erfolgt, sobald das Verhältniss dieser antagonistischen Factoren modificirt wird (I, § 24). Demgemäss gelten auch für die Volumschwankungen der Vacuolen die allgemeinen Erörterungen in Bd. II, p. 374, wenn man dort an Stelle der elastisch gespannten Zellhaut die gespannte Vacuolenhaut setzt und dabei bedenkt, dass der Centraldruck mit der Verkleinerung dauernd zunimmt und sehr erhebliche Werthe erreicht[4], während der von der Zellhaut ausgeübte Druck mit der Volumverminderung der Zelle abnimmt.

Da durch die von der Vacuolenhaut (bezw. vom Protoplasma) ausgehende Druckwirkung nur eine mässige Volumverminderung erreichbar ist, so muss eine ansehnliche Verkleinerung oder das gänzliche Schwinden einer nicht einreissenden Vacuole auf einer Verminderung (bezw. auf der Aufhebung) der osmotischen Wirkung in der Vacuole beruhen. Eine solche Aufhebung wird immer erzielt, wenn die Gesammtheit der in der Vacuole gelösten Stoffe in das umgebende Protoplasma übertritt, wenn also auf irgend eine Weise die Exosmose dieser Stoffe eingeleitet wird[5]. Bei der verhältnissmässig sehr

---

1) Siehe Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 257.

2) Vgl. Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 159. — In analoger Weise vereinigt sich auch eine kleine Vacuole mit einer anderen oder mit der grossen Zellsaftvacuole.

3) Dass bei der Pulsation die Flüssigkeit der einen Vacuole nicht einfach in eine andere Vacuole getrieben wird, beweisen z. B. auch diejenigen Organismen, bei welchen nur eine Vacuole vorhanden ist oder die Systole der beiden Vacuolen gleichzeitig eintritt.

4) Dieses Buch, Bd. I, p. 119 u. Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 298.

5) Aus Bd. I, § 16—18, sowie § 22—23 ist zu ersehen, dass eine solche Exosmose ebensogut durch eine Modification der Vacuolenhaut, wie durch eine einfache Spaltung oder tiefere Zertrümmerung der gelösten Stoffe erzielt werden kann. Eine Modification der

grossen Oberfläche der kleinen Vacuole genügt schon eine mässige Diosmir- und Filtrationsfähigkeit, um die gelösten Stoffe und das Wasser so schnell aus der Vacuole zu befördern, wie es zur Erzielung des plötzlichen Zusammensinkens der Vacuole nothwendig ist[1]). Sofern dann das umgebende Plasma das hervorgetriebene Wasser nicht sogleich zu imbibiren vermag, so ist das transitorische Auftreten von Wassertröpfchen zu erwarten. Eine solche Erscheinung, die den Eindruck des Zerstäubens der Vacuole machen kann[2]), ist also sehr wohl mit der soeben besprochenen Entleerungsmechanik vereinbar.

So lange osmotisch wirkende Stoffe in der Vacuole vorhanden sind, ist ein völliges Schwinden der Vacuole durch die in Betracht kommende äussere Druckwirkung ausgeschlossen, da mit der Verminderung des Volumens die Concentration und damit die osmotische Leistung der Vacuolenflüssigkeit steigen. Dessbalb kann allein durch die von der Plasmahaut ausgehenden Druckwirkungen und Druckveränderungen nur eine mässige Volumänderung der Vacuole bewirkt werden[3]. Dasselbe gilt auch für das übrige Protoplasma. Zudem beweisen die Erfahrungen, dass nahe benachbarte Vacuolen einen zeitlich verschiedenen Rhythmus einhalten, und dass die Pulsation der isolirten Vacuole noch einige Zeit fortgesetzt wird (II, p. 736), dass die Systole und Diastole nicht durch eine generelle und locale Druckschwankung im Protoplasten hervorgerufen werden. Aus diesen Erfahrungen und anderweitigen Erwägungen folgt zugleich, dass die Pulsation nicht auf der Vermehrung und Verminderung osmotisch wirksamer Stoffe in dem Cytoplasma beruhen kann.

Auch bei den pulsirenden Vacuolen muss nicht in allen Fällen dieselbe Mechanik[4]) obwalten, und vielleicht kann, analog wie bei den Plasmodien, schon durch die Lage der Vacuole (oder durch andere Bedingungen) verursacht werden, dass die Entleerung der Vacuole durch Zerreissung oder ohne Zerreissung der Vacuolenhaut (kurz gesagt durch Filtration) stattfindet[5]). Letzteres ist immer anzunehmen, wenn bei der Systole nur eine Verkleinerung eintritt, da ein Einreissen der Vacuolenhaut, bei der Spannung dieser, voraussichtlich eine völlige Entleerung verursachen würde. Wenn aber, wie es scheint, die pulsirenden Vacuolen bei den meisten Organismen unter bestimmten Bedingungen nur partiell entleert werden[6]), so ist hiermit noch nicht erwiesen, dass auch bei dem völligen

---

Vacuolenhaut würde auch vorliegen, wenn diese zeitweise schwände (d. h. wenn deren Differencirung aufhörte). Denn auch dann würde eine Entleerung durch Exosmose, also nicht durch Zersprengung der Vacuolenhaut vorliegen. — Nach Cohn (Nova Acta Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, 1, p. 194), stellen sich bei Gonium pectorale unmittelbar vor der Systole Trübungen in der Vacuolenflüssigkeit ein. In welcher Weise dieser Vorgang mit der Contraction der Vacuole zusammenhängt, ist noch nicht festgestellt.

1) Vgl. Bd. II, p. 377.

2) Siehe z. B. Rhumbler, l. c. p. 289, sowie Bütschli, l. c. etc.

3) Siehe Bd. I, § 24 u. Pfeffer, Plasmahaut u. Vacuolen 1890, p. 337. — Ob die p. 731 erwähnte Volumabnahme der Vacuole bei Closterium, die beim Einströmen des Protoplasmas eintritt, nur auf der gesteigerten mechanischen Druckwirkung des Plasmas oder gleichzeitig auf anderen Ursachen beruht, ist noch nicht festgestellt.

4) Die Ansichten verschiedener Autoren über den Contractionsprocess sind zusammengestellt bei Bütschli, l. c. p. 1433, 1458, 1452.

5) Rhumbler, l. c. p. 257, 271 beobachtete bei Amöben neben Vacuolen, die sich nach aussen entleeren, auch solche, deren Inhalt sich in das Innere ergiesst.

6) Siehe Bütschli, l. c. p. 1457. — Cohn (l. c. p. 200) fand unter anderm, dass sich bei Gonium pectorale die pulsirenden Vacuolen zuweilen nur erheblich verkleinern.

Schwinden der Vacuole nur eine Druckfiltration eintritt, obgleich die thatsächlichen Beobachtungen an pflanzlichen und auch an vielen animalischen Organismen sehr wohl mit einer solchen Entleerung vereinbar sind.

Die Erfahrung, dass in dem Plasmodium der Myxomyceten diejenigen Vacuolen, in die Anilinblau eingeführt ist, diesen Farbstoff bei der partiellen Pulsation nicht abgeben [1]), ist ein weiterer Beweis, dass die Vacuolenhaut nicht einreisst, während die elective Durchlässigkeit der Vacuolenhaut (I, § 22, 23) es ermöglicht, dass die Contraction durch die diosmotische Ausgabe anderer Stoffe verursacht wird. Nach der Einführung von nicht exosmirenden, gelösten Stoffen müsste demgemäss an Stelle der bisherigen totalen Entleerung eine partielle Entleerung der Vacuole treten. Ob es in diesem Sinne zu deuten ist, dass in dem Plasmodium von Chondrioderma aus der Vereinigung einer ganz zusammenfallenden und einer nicht pulsirenden Vacuole eine kaum pulsirende Vacuole entsteht, muss dahingestellt bleiben[2]).

In jedem Falle entspringt die rhythmische Pulsation der Vacuolen ebensogut einer selbstregulatorischen Thätigkeit, wie die rhythmischen Bewegungen der Cilien oder der Blättchen von Desmodium, und zwar müssen diese Regulationen schon in der mit einer dünnen Plasmaschicht umgebenen Vacuole erzielbar sein, wenn die so separirte Vacuole noch einige Zeit und bis zu einem gewissen Grade pulsirt (II, p. 736). Obgleich der regulatorische Eintritt der Systole mit der Erreichung einer gewissen Grösse verknüpft ist, so ist die Auslösung dieser Action doch zugleich von specifischen Eigenschaften abhängig, wie sich ohne weiteres daraus ergiebt, dass in derselben Zelle andere Vacuolen nicht pulsiren, und sogar dann nicht, wenn sie die maximale Grösse der pulsirenden Vacuole erheblich überschreiten[3]).

Wenn eine Vacuole völlig entleert wird, so ist durch die directe Beobachtung nicht wohl zu entscheiden, ob sie nur bis zur Unsichtbarkeit zusammengefallen oder gänzlich verschwunden ist. Vielleicht kommt beides schon desshalb vor, weil auf der einen Seite die Differencirung der Vacuolenhaut mit der Ueberführung in das Innere des Protoplasmas rückgängig wird[4]), und weil andererseits verschiedene Ursachen die sonst so leichte Verschmelzung der Plasmahaut verhindern können (II, § 140). Die Neubildung einer pulsirenden Vacuole ist aber an sich nicht auffälliger, als die Neubildung einer nicht contractilen Vacuole[5]). Eine solche Neubildung ist auch dann nicht ausgeschlossen, wenn die pulsirende Vacuole immer wieder an derselben Stelle auftritt. Denn dieses erfordert nur, dass gerade an dieser Stelle bevorzugte Bedingungen für die Neuformation einer Vacuole bestehen bezw. geschaffen werden. Auf die sichtbaren formalen Eigenthümlichkeiten bei der Bildung und bei der Entleerung brauchen wir nicht einzugehen, da es in principieller Hinsicht nicht so wichtig ist, ob die Vacuole durch das Zusammenfliessen der zunächst isolirt auftretenden Tröpfchen oder auf andere Weise gebildet wird. Uebrigens ist noch nicht endgiltig entschieden, ob, wie

---

1) Pfeffer, l. c. 1890, p. 219, 337.

2) Pfeffer, l. c. 1890, p. 219.

3) Diese Folgerung bleibt natürlich zu Rechte bestehen, wenn man auch Bedingungen herstellen kann, in welchen eine rhythmische Pulsation eintritt. Vgl. Rhumbler, l. c. p. 263.

4) Siehe Bd. I, § 18.

5) Bd. I, p. 40, sowie Pfeffer, l. c. 1890, p. 223. Auch Bütschli, l. c. sowie Rhumbler, l. c. treten für Neubildung der pulsirenden Vacuolen ein. — Bei der Vergrösserung der Vacuolen kommt dann die übliche Turgorregulation in Betracht. Vgl. Bd. I, p. 121; II, § 8.

es ja möglich ist, die pulsirenden Vacuolen bei gewissen Organismen eine höhere Differencirung und Selbständigkeit erreichen[1]).

Aeussere Einflüsse. Das Wenige, was in dieser Hinsicht bekannt ist, zeigt, dass von einem näheren und zielbewussten Studium der Beeinflussung durch die äusseren Factoren wichtige Anhaltspunkte für die causale Erforschung der Pulsationsthätigkeit der Vacuolen zu erwarten sind. Den formalen Bedingungen gegenüber verhalten sich natürlich die pulsirenden Vacuolen analog wie die Plasmaströmung und andere vitale Functionen (II, § 141 ff.). Es sei desshalb auch nur darauf hingewiesen, dass die Pulsationsfrequenz bei einer gewissen optimalen Temperatur ihren Höhepunkt erreicht[2]).

Beachtenswerth ist, dass sich die contractilen Vacuolen gegen verschiedene Eingriffe verhältnissmässig resistent erweisen, also ihre Thätigkeit später einstellen als andere Bewegungsvorgänge im Protoplasma. Nach Klebs (l. c.) werden nämlich bei Euglena durch mechanische Eingriffe, durch hohe Temperatur, durch Strychnin zuerst die metabolischen, sowie die internen Plasmabewegungen und erst späterhin die Pulsationen der Vacuolen sistirt, die bei der Wiederherstellung der normalen Aussenbedingungen wiederum zuerst die Thätigkeit aufnehmen. Die Pulsationen werden nach Klebs sogar, allerdings verlangsamt und unregelmässig, noch einige Zeit fortgesetzt, wenn die Hauptmasse des Cytoplasmas durch hohe Temperatur oder durch Druck desorganisirt und getötet ist[3]). Hiermit steht im Einklang, dass nach Rossbach[4]) bei den Infusorien durch electrische Schläge zunächst die Bewegung der Cilien und die Locomotion des Organismus aufgehoben werden. Als eine Folge der specifischen Eigenthümlichkeiten ist es aber zu verstehen, dass nach Rossbach (l. c.) bei den Infusorien durch gewisse Alkaloide zuerst die Cilien und erst späterhin die Vacuolen zum Stillstand gebracht werden, und dass nach Dodel[5]) bei den Schwärmsporen von Ulothrix gleichzeitig die Thätigkeit der Cilien und der Vacuolen erlischt, während bei anderen Schwärmern[6]) die Thätigkeit der Cilien länger anhält.

Ferner ist hervorzuheben, dass durch verschiedene Einflüsse eine z. Th. sehr ansehnliche und reversible Vergrösserung der Vacuolen veranlasst wird, die in diesem angeschwollenen Zustand nur noch schwach oder gar nicht mehr pulsiren. Ein solcher Erfolg wurde von Klebs (l. c.) bei Euglena durch die verdünnte Lösung verschiedener Neutralsalze erzielt, die aber auf Infusorien in geringem Grade wirken. Wenigstens wurde von Rossbach (l. c.) bei diesen Organismen keine Vergrösserung der Vacuolen beobachtet, die indess nach Massart[7]) bei einer bestimmten Concentration eintritt. Durch die plasmolytische Wirkung einer höher concentrirten Lösung wird aber allgemein eine Verkleinerung der Vacuolen be-

1) Näheres in den p. 730 Anm. citirten Schriften. Vgl. auch Pfeffer, l. c. 1890, p. 223.

2) Bütschli, Protozoen 1880—88, p. 1454, 715; Klebs, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. 1, p. 248.

3) Aus obigem ergiebt sich zugleich, dass für die Pulsationsthätigkeit der Zellkern nicht direct nöthig ist. Demgemäss wird die Pulsation auch in kernfreien Plasmamassen einige Zeit fortgesetzt. Vgl. Bd. I, p. 45 (Hofer). — Ueber die Fortdauer von Partialfunctionen an isolirten Organen siehe Bd. I, p. 43.

4) G. Rossbach, Die rhythmischen Bewegungserscheinungen d. einfachsten Organismen 1872, p. 56. Siehe auch Bütschli, l. c. p. 1455.

5) Dodel, Bot. Ztg. 1876, p. 185.

6) Siehe z. B. Cienkowski, Bot. Ztg. 1865, p. 23; Strasburger, Ueber Zellbildung u. Zelltheilung 1875, p. 157.

7) J. Massart, Archive de Biologie 1889, Bd. 9, p. 550.

wirkt, die unter Umständen bis zum Unsichtbarwerden gehen kann[1]). Näher aufzuklären ist noch, wie es zusammenhängt, dass Rossbach (l. c.) bei Infusorien durch die Einwirkung von Alkaloiden, Alkalien etc. eine Vergrösserung der Vacuolen erhielt, während von Klebs (l. c.) eine solche Reaction nicht beobachtet wurde, als er auf Euglena Strychnin wirken liess.

Vermuthlich werden bei den pulsirenden Vacuolen in ähnlicher Weise, wie bei anderen Vorgängen, durch die plötzliche Veränderung der Bedingungen transitorische Reactionen hervorgerufen (II, § 141 ff.). Aus der Nichtberücksichtigung dieser transitorischen Reactionen erklärt sich vielleicht, dass z. B. bei Sauerstoffmangel oder bei Anhäufung von Kohlensäure nur von einigen Forschern eine Beschleunigung der Pulsationsfrequenz beobachtet wurde (vgl. Bütschli l. c.).

Functionelle Bedeutung. Nach der allgemeinen Auffassung besteht die Aufgabe der pulsirenden Vacuolen darin, die Aufnahme von Sauerstoff und Nährstoffen, sowie die Beseitigung der Kohlensäure und anderer Excrete zu beschleunigen[2]). In der That muss der Stoffaustausch durch das Ausstossen und die Wiederaufnahme von Wasser im hohen Grade begünstigt werden, da nach den Berechnungen von Maupas[3]) bei Infusorien unter günstigen Bedingungen in 2—46 Minuten ein Wasserquantum ausgestossen wird, das dem eigenen Körpervolum gleichkommt. Andererseits ist zu beachten, dass nicht einmal alle Protozoen pulsirende Vacuolen besitzen, und dass diese z. B. den Geweben der Pilze und den Urmeristemzellen etc. abgehen, die doch ebenfalls eine sehr energische Athmungs- und Stoffwechselthätigkeit ausführen, obgleich in dem Gewebeverband die Zufuhr und Abfuhr erheblich erschwert ist (I, Kap. V). Es ist also noch aufzuklären, ob und in wie weit bei bestimmten Organismen besondere Verhältnisse obwalten, welche die Bethätigung der pulsirenden Vacuolen nothwendig machen. Uebrigens ist es wohl möglich, dass die pulsirenden Vacuolen, ebenso wie die übrigen, zu verschiedenen Zwecken nutzbar gemacht sind. So dienen sie bei Chilodon propellens vielleicht zur Fortbewegung, da bei jeder Pulsation, offenbar durch die Rückstosswirkung des herausgetriebenen Wassers, ein stossweises Fortbewegen des Organismus beobachtet wird[4]). Ferner ist mit den Reizbewegungen der Cynareenstaubfäden etc., sowie mit den periodischen Bewegungen der Blättchen von Desmodium, ein Hervortreiben und eine Wiederaufnahme von Wasser verknüpft (II, p. 731).

---

1) Cohn, Nova Acta Academ. Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, 1, p. 194; Klebs, l. c.: Massart, l. c. Von Klebs, sowie von Massart, ist auch die allmähliche Accommodation an concentrirte Lösungen beobachtet (Bd. II, p. 137). Dass bei dem plötzlichen Uebertragen aus concentrirten in verdünnte Lösungen ein Platzen erfolgen kann, ist schon früher (Bd. II, p. 138, 329) erwähnt. Bei der näheren Aufklärung der durch verdünnte Salzlösungen etc. erzielten Erfolge ist u. a. auch das Platzen von Pollenschläuchen etc. zu beachten, das ohne Concentrationswechsel eintreten kann (Bd. II, p. 138 Anm.).

2) Cohn, Beiträge z. Biologie 1877, Bd. 2, p. 118. Näheres bei Bütschli, l. c. p. 1452.

3) Citirt nach Bütschli, l. c. p. 1455. — Nach Rhumbler (Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 257) erfährt Amoeba proteus bei der Entleerung der Vacuole jedesmal eine ansehnliche Volumabnahme.

4) Engelmann, Zur Physiologie d. contractilen Vacuolen der Infusionsthiere 1878.

§ 140. Anderweitige Bewegungen im Protoplasma.

Ebenso wie die amöboiden und Strömungs-Bewegungen sind auch die übrigen Ausgestaltungen und Bewegungen im Protoplasten Symptome und Folgen der vitalen Thätigkeit. Da wir aber das Zustandekommen dieser Actionen (zu denen z. B. auch die Kern- und Zelltheilungsvorgänge gehören) nicht in zureichender Weise causal aufzuklären vermögen, so müssen wir uns im wesentlichen auf die Andeutung der in Betracht zu ziehenden Bedingungen und Factoren beschränken. Diese ergeben sich übrigens in der Hauptsache aus den Erörterungen über die Mechanik und die Regulation der amöboiden Bewegungen (II, § 137), wenn man beachtet, dass nicht nur der ganze Protoplast, sondern auch die in ihm differencirten Theile (auf deren Zusammenwirken die Lebensthätigkeit beruht, Bd. I, Kap. II) selbstthätig und doch zugleich in physiologischer und mechanischer Abhängigkeit arbeiten, also ebenfalls bewegungs- und gestaltungsthätig sind bezw. sein können.

Soweit die dem Cytoplasma eingebetteten differencirten Organe einen zähflüssigen Aggregatzustand besitzen, wird also auch ihre Gestaltung und Bewegung in dem früher (II, p. 715) erörterten Sinne von denselben physikalischen Gesetzen beherrscht (bezw. durch diese eingeengt), wie die einer zähflüssigen todten Masse. Demgemäss müssen Vacuolen (oder Oeltropfen etc.), die aneinander gepresst, oder in eine zu dünne Plasmaschicht eingezwängt werden (II, p. 718), eine entsprechende Deformation erfahren, und offenbar wird in gewissen Fällen durch solche oder andere mechanische Wirkungen die Abflachung des Zellkerns etc. bewirkt. Andererseits hat die Zunahme der osmotisch wirksamen Substanz, d. h. die hierdurch verursachte Vergrösserung einer Vacuole, eine Verschiebung in dem angrenzenden Plasma zur Folge, und wir haben bereits (II, p. 728) vernommen, dass auf diese Weise sogar eine bestimmt gerichtete Plasmaströmung hervorgerufen werden kann. Ebenso wird durch die active Vergrösserung oder Formänderung des Zellkerns, durch die Bildung und Vergrösserung eines Stärkekorns u. s. w., eine mechanische Verschiebung im Plasma und hierdurch eine gewisse Störung des physikalischen Gleichgewichts geschaffen, die zur Folge hat, dass sich eine Bewegung einstellt, die auf die Herstellung des neuen Gleichgewichts und somit auch auf eine bestimmte Anordnung und Gruppirung der Organe und Einschlüsse im Cytoplasma hinarbeitet.

Es ist aber als eine Folge der physikalischen Bedingungen zu verstehen, dass sich der zähflüssige Protoplast bei der Plasmolyse schnell abrundet (II, p. 714), während unter den in der Zelle gebotenen Verhältnissen eine interne Umlagerung so langsam ausgeglichen wird, dass bis zur Wiederherstellung des Gleichgewichtszustandes zuweilen mehr als eine Woche vergeht, wenn durch eine starke Centrifugalwirkung eine einseitige Anhäufung des Protoplasmas erzielt ist (II, § 147). Allerdings gilt dieses nur für den Fall, dass nur die (physikalische) Oberflächenenergie wirksam ist. Denn wenn das Protoplasma strömungsthätig ist, wird die Umlagerung mit Hilfe dieser physiologischen Bewegung schnell ausgeglichen.

Da sich die internen Umlagerungen (Störungen) nur langsam ausgleichen, so wird das stabile Gleichgewicht in der Gestaltung und Anordnung des Protoplasmas vielleicht nie erreicht, wenn durch die Thätigkeit im Protoplasten immer wieder neue Potentialdifferenzen geschaffen werden. Uebrigens lässt sich die zu fordernde stationäre Gleichgewichtslage aus verschiedenen Gründen nicht leicht (theoretisch) präcisiren, und zwar schon desshalb nicht, weil uns die maassgebenden Bedingungen (Oberflächenspannung etc.) nicht genügend bekannt sind, und weil zudem in dem thätigen Protoplasten sehr wohl anomogene Spannungen unterhalten werden können. Im allgemeinen entsprechen aber die Gestaltungen und Anordnungen des Protoplasten und im Protoplasma dem, was man unter den obwaltenden Bedingungen nach physikalischen Gesetzen in einem zähflüssigen Gemische zu erwarten hat.

Dadurch, dass die Organe des Protoplasten nicht in einer todten, sondern wiederum in einer lebendigen Masse liegen, sind Bedingungen geboten, die im erhöhten Grade die Schaffung einer local verschiedenen Thätigkeit und Oberflächenspannung ermöglichen[1]). Auf diese Weise kann also z. B. sehr wohl eine spindelförmige Gestaltung oder ein amöboider Formenwechsel oder eine active Fortbewegung des Zellkerns, der Chromatophoren etc. bewirkt werden. Denn wir haben gehört (II, p. 715), dass auch Oeltropfen, Quecksilbertropfen u. s. w. bei Unterhaltung einer anomogenen (polaren) Oberflächenspannung, ohne wesentliche Aenderung des Umrisses, eine bestimmt gerichtete Locomotion ausführen, durch die sie, je nach den obwaltenden Bedingungen, einander genähert oder von einander entfernt werden. Eine solche Locomotion, also auch ein Zusammenführen oder Auseinanderführen, sowie eine bestimmte Gruppirung kann aber auch durch localisirte, gleichsinnig oder ungleichsinnig gerichtete (langsame) Bewegungen im Cytoplasma bewirkt werden, dessen Bewegungsfähigkeit durch die Protoplasmaströmungen demonstrirt wird.

Thatsächlich wissen wir aber nicht, in wie weit diese und andere Gestaltungen und Bewegungen durch die Oberflächenenergie oder durch die Mitwirkung anderer Factoren erzielt werden. Einmal ist schon zu bedenken, dass bei Erhaltung des zähflüssigen Aggregatzustandes der Gesammtmasse einzelne Partien (einzelne Organe oder Theile des Cytoplasmas, des Zellkerns etc.) vorübergehend oder dauernd eine festere Consistenz gewinnen können, die in der früher (II, p. 716) angegebenen Weise und mit den dort angedeuteten Mitteln eine anderweitige active Gestaltungsthätigkeit gestatten. Vermuthlich wird auf diese Weise die Conservirung der besonderen Form der Chlorophyllbänder von Spirogyra ermöglicht, und vielleicht spielt eine Cohäsionszunahme eine Rolle bei der Ausgestaltung und dem Formenwechsel der Chromosomen etc.

Weiter ist unbekannt, in wie weit durch die Stoffwechsel- und Bauthätigkeit (Ausfällen, Auflösen etc.), für sich und in Verbindung mit anderen Processen, transitorische oder bleibende Differenzen und Differencirungen erzeugt werden, die mit ihrer Realisirung wiederum neue Bedingungen und Angriffs-

1) Wir haben hier nur die Oberflächenspannung an der Grenzfläche der sichtbaren, differencirten Theile im Auge, ziehen also nicht die Vorgänge in Betracht, welche sich im Innern der imbibitions- und quellungsfähigen Organe etc. abspielen. Vgl. Bd. II, p. 719.

punkte für Leistungen durch die Oberflächenenergie oder durch andere Mittel herstellen. Uebrigens setzt ein jedes progressives oder rhythmisches (autogenes) Geschehen voraus, dass durch die jeweilige Thätigkeit immer wieder neue Constellationen und damit die Bedingungen für die Modification bezw. für die Wiederholung des Gestaltens, Bewegens etc. geschaffen werden (Vgl. II, p. 159). Das complicirteste physiologische Geschehen kann aber, wie ebenfalls schon betont wurde (I, p. 5; II, § 51), sehr wohl mit den üblichen Energiemitteln erzielt werden, wenn diese in regulatorischer, also in zeitlich und local verschiedener Weise und Combination, zur Anwendung gebracht werden.

Wie freilich in einem concreten Falle gearbeitet wird, das ist auch in Bezug auf die sichtbaren Gestaltungs- und Bewegungsvorgänge im Protoplasma zumeist unbekannt. So ist es nicht einmal sichergestellt, ob die Plasmaströmung durch Oberflächenenergie betrieben wird (Vgl. II, p. 727). Noch weniger sind die Factoren bekannt, durch welche eine bestimmt gerichtete Wanderung des Zellkerns, der Chlorophyllkörper etc. veranlasst und bewirkt wird. Ebenso ist der Complex von Factoren nicht aufgeklärt, durch den z. B. die Gestaltungen und Bewegungen bei der Kerntheilung erzielt werden. Es ist aber wohl zu beachten, dass dasselbe Resultat sehr wohl mit verschiedenen Mitteln und Combinationen erreichbar ist.

Wenn also z. B. der Zellkern (dasselbe gilt für die Chlorophyllkörper u. s. w.) unter Umständen in dem strömenden Cytoplasma passiv mitgeführt wird, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass er in anderen Fällen eine active Locomotion ausführt (II, p. 726). Letzteres würde in der That der Fall sein, wenn sich der Kern mit Hilfe eines amöboiden Formenwechsels oder, ohne einen solchen, etwa dadurch fortbewegte, dass durch die eigene Thätigkeit eine anomogene Oberflächenspannung und hierdurch in der früher (II, p. 715) angedeuteten Weise die motorische Energie geschaffen würde. Sofern aber die entscheidende Anomogenität der Oberflächenspannung nur durch die entsprechende Stoffwechselthätigkeit etc. des umgebenden Cytoplasmas erzeugt wird, so kann man zweifelhaft sein, ob man von einer activen Locomotion des Kernes reden soll, obgleich die motorische Energie wiederum durch die Wechselwirkungen an der Grenzfläche von Kern und Cytoplasma erzeugt wird[1]). Die motorische Energie wird aber ohne eine directe Betheiligung des Zellkerns geschaffen, wenn dieser nur dirigirend wirkt, d. h. wenn er sich durch eine auslösende Wirkung in irgend einer Weise die motorische Befähigung des Cytoplasmas nutzbar macht. Auch in diesem Falle kommt dem Nucleus mit Bezug auf die directive Wirkung eine Activität zu, die man ihm aber nicht zusprechen kann, wenn man die mechanische Eigenbethätigung (die selbstthätige Production der Betriebsenergie) als Kriterium der Activität ansieht.

Da aber bei den mannigfachen physiologischen Wechselbeziehungen allgemein auch mechanische Wechselwirkungen mitspielen (II, p. 738), so lässt sich zumeist schwer präcisiren, ob und in welchem Sinne eine active oder eine unzweifelhaft passive Bewegung des Nucleus (der Chlorophyllkörper etc.) ver-

---

1) Ebenso wird die Anomogenität der Oberflächenspannung durch die Differenz im Aussenmedium erzeugt, wenn Seifenlösung einseitig zu einem Oeltropfen tritt, während ein Tropfen aus einem Gemisch von Oel und Kaliumcarbonat auch bei Homogenität des umgebenden Wassers Bewegungen ausführt. Vgl. II, p. 715.

liegt. Tritt z. B. in der fortwachsenden Spitze eines Haares, oder an irgend einer anderen Stelle, eine Ansammlung des Cytoplasmas ein[1]), so kann hierdurch sehr wohl (direct oder indirect) eine passive Locomotion des Zellkerns bewirkt werden. Aber auch dann, wenn sich der Kern ohne eine gleichsinnige Umlagerung des Cytoplasmas nach einem bestimmten Ziele bewegt, folgt daraus nicht ohne weiteres, dass der Kern eine (mechanisch) active Motion ausführt, obgleich eine solche sicherlich öfters vorkommt[2]). Voraussichtlich werden auch die besonderen Gestaltungen und der (nicht häufige) amöboide Formenwechsel öfters durch die active Thätigkeit des Nucleus erzielt[3]). Bei der Correlation aller Theile im Protoplasten (I, § 7—9) ist andererseits nicht zu bezweifeln, dass die Ausgestaltungen und Bewegungen vielfach in wechselseitiger Beeinflussung und Unterstützung zu Stande kommen, und dass im speciellen Locomotionen des Kerns auch durch die Ausnutzung der energetischen Befähigungen des Cytoplasmas erzielt werden.

Bis zu einem gewissen Grade ist ja stets die Lage des Kerns oder der Kerne (I, § 10) in der Zelle von den mechanischen und physiologischen Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und dem Cytoplasma etc. abhängig. Gleiches gilt z. B. auch für die Chloroplasten, deren bestimmte Orientirung gegenüber der Beleuchtung entweder durch eine active Motion oder durch eine directive Nutzbarmachung des Cytoplasmas erzielt werden muss (II, § 146). Ebenso sind die mechanischen Vorgänge bei der Kerntheilung nach den angedeuteten Principien zu beurtheilen. Es ist desshalb einleuchtend, dass man aus der formalen Gestaltung dieser Vorgänge z. B. nicht ohne weiteres ersehen kann, ob und in welchem Sinne die Chromosomen sich passiv oder activ oder vielleicht theilweise activ, theilweise passiv bewegen.

Die nächste mechanische Ursache ist natürlich dann festgestellt, wenn man weiss, dass der Kern z. B. durch eine allgemeine oder locale Cytoplasmaströmung

---

1) Ueber diese Ansammlung des Protoplasmas, sowie über die Lage des Zellkerns in wachsenden Zellen vgl. Bd. II, p. 38 und die dort citirte Literatur. Ueber die traumatropische Wanderung des Zellkernes siehe Bd. II, § 153.

2) Kritische Untersuchungen über die Bewegungen des Zellkernes, die den oben erörterten Gesichtspunkten Rechnung tragen, liegen nicht vor. Uebrigens wird von einigen Autoren eine active, von anderen eine passive Bewegung des Zellkerns angenommen. Vgl. z. B. Hanstein, Mittheil. ü. d. Bewegungserscheinungen des Zellkerns 1870, p. 224 (Separat. a. d. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch.); Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 150, 164; Haberlandt, Function u. Lage d. Zellkerns 1887, p. 103; Behrens, Bot. Ztg. 1890, p. 100.

3) Ueber langgestreckte, gelappte und absonderlich geformte Zellkerne vgl. z. B. Molisch, Studien ü. d. Milchsaft u. Schleimsaft 1901, p. 87, 107; Bot. Ztg. 1899, p. 177; Haberlandt, l. c. p. 124; v. Wasielewski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 415. In vielen Fällen ist es schon aus der Gestaltung zu ersehen, dass es sich nicht um eine durch die Form der Zelle zwangsweise aufgedrängte Gestalt handeln kann. — Auf die amöboide Thätigkeit des Kerns, die im Thierreich häufiger als im Pflanzenreich beobachtet wurde, ist schon Bd. II, p. 712 hingewiesen worden. Ob etwa der Nucleus mit Hilfe amöboider Thätigkeit aus dem Pollenschlauch in die Eizelle übertritt oder auch in gewissen anderen Fällen von einer Zelle zur anderen wandert, ist noch nicht entschieden. Ueber den Uebergang des Zellkerns in eine Nachbarzelle vgl. Bd. II, p. 223 u. die dort citirte Lit., sowie Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 551; M. Koernicke, Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellsch. vom 4. März 1901.

oder dadurch fortbewegt wird, dass er durch das Einziehen eines den Zellsaft durchsetzenden Plasmastranges in die Wandschicht befördert wird. In diesem Fall kann die motorische Energie in analoger Weise gewonnen werden, wie bei dem Einziehen eines Pseudopodiums (II, p. 716), wobei ebenfalls die eingeschlossenen und adhärirenden Körper fortbewegt werden. Es ist also auch möglich, dass die differencirten fibrillären Massen, die sich bei der mitotischen Kerntheilung, zuweilen aber auch ausserdem ausbilden[1], durch ihre Zusammenziehung im Inneren des Protoplasten eine mechanische Fortbewegung anderer Theile zu Stande bringen. Wenn man unter diesen Umständen berechtigt ist, in demselben Sinne wie bei der Einziehung eines Pseudopodiums, von Contraction zu reden[2], so ist dabei nicht zu vergessen, dass es sich auch bei diesen transitorischen fibrillären Differencirungen, wie bei einem festen Körper, nicht um eine elastische Contraction, sondern um eine Zusammenziehung (einen Formenwechsel) handelt, wie ihn ein Pseudopodium und auch eine gewaltsam zu einem Faden ausgezogene, zähflüssige Masse ausführt. Uebrigens ist nicht ausgeschlossen, dass ausser solchen plasmatischen Massen auch Plasmaproducte, also z. B. gallertartige oder schleimige Massen, durch ihr Auftreten und Ausgestalten im Inneren des Protoplasmas eine mechanische Fortbewegung oder Differencirung bewirken[3].

Kerntheilung. Die specifische Wachsthumsthätigkeit und Gestaltung der Zelle und des Organismus vermögen wir ebensowenig wie die Bewegungen und Gestaltungen im Protoplasma als nothwendige Folge aus den Constellationen und Thätigkeiten des Protoplasten abzuleiten[4]. Dieses gilt demgemäss auch für die Zell- und Zellkerntheilung, deren Bedeutung und wechselseitige Beziehungen bereits erörtert wurden[5]. Bei dieser Gelegenheit ist schon hervorgehoben, dass es sich auch bei der Kerntheilung um physiologische Vorgänge handelt, die entweder in lockerer oder auch in so inniger Wechselwirkung mit dem Cytoplasma

---

1) Bei solchen fibrillären Anordnungen handelt es sich im allgemeinen um transitorische Gruppirungen und Differencirungen, die auf verschiedene Weise (vgl. z. B. auch Bd. II, p. 743) im Protoplasma auftreten können (vgl. Bd. I, § 7 u. 8). Auf einige Beispiele ist Bd. II, p. 228 u. 609 hingewiesen. Ein weiteres Eingehen auf diese Fragen und die bezügliche Literatur ist hier nicht geboten. Thatsachen finden sich in der auf Kern- und Zelltheilung bezüglichen Literatur.

2) Vgl. Bd. II, p. 713. Uebrigens ist bereits (II, p. 738) mitgetheilt, dass durch die Formänderung einer Vacuole, des Zellkerns etc. ein mechanisches Nachziehen bezw. Fortschieben im Plasma verursacht werden kann.

3) Es würde dieses etwa mit der motorischen Schleimsecretion bei Desmidiaceen (II, p. 711) zu vergleichen sein oder auch mit der Schleimbildung, durch welche in einer Zoogloea die einzelnen Bacterien-Individuen auseinandergedrängt und zugleich in bestimmter Weise gruppirt werden. Im Innern des Protoplasmas würden solche Plasmaproducte auch wieder beseitigt werden können.

4) Vgl. Bd. I, p. 34; II, p. 158. Im Protoplasma besteht, wie schon Bd. II, § 133 betont wurde, niemals Ruhe, und so ist ein jeder Constellationswechsel im Grunde genommen mit einem Bewegungsvorgang verknüpft.

5) Siehe Bd. II, § 12; Bd. I, § 9. In diesen Paragraphen, deren Inhalt hier als bekannt vorausgesetzt wird, ist auch in principieller Hinsicht auf die Centrosomen Rücksicht genommen, die übrigens bei der Mehrzahl der Pflanzen nicht vorkommen. Näheres über die Centrosomen z. B. bei Strasburger, Histologische Beiträge Heft 6. 1900, p. 156; Ber. d botan. Gesellsch. 1901, p. 458; R. Hertwig, Abhandlg. d. Bayrisch. Akad. d. Wissensch. 1898, Bd. 19, p. 690. In diesen Arbeiten, sowie in der an diesen Stellen citirten Literatur sind auch die theoretischen Ansichten der verschiedenen Autoren über die Bedeutung der Centrosomen zu finden.

vollbracht werden, dass dieses direct an dem Theilungsprocesse (Bildung der Spindelfasern etc.) theilnimmt[1]). Im näheren ist aber nicht einmal die Mechanik der amitotischen Theilung und noch weniger der Complex von Factoren aufgeklärt, durch den bei der Karyokinese die progressiven und regressiven Differencirungen, Gestaltungen, Gruppirungen, Bewegungen etc. veranlasst, regulirt und ausgeführt werden.

Aus den allgemeinen Erörterungen in diesem Paragraphen ist zu ersehen, dass solche Operationen und Erfolge sehr wohl in verschiedener Weise erzielbar sind (vgl. auch Bd. I, p. 48). Nach Experimenten mit todten Massen lässt sich aber nicht schlechthin das reale physiologische Schaffen präcisiren, da, wie sich voraussagen lässt, ähnliche Gestaltungen wie in der Karyokinese unter verschiedenen Bedingungen zu Stande kommen. Erwähnt sei nur, dass z. B. Bütschli[2]) Strahlungen in gerinnender Gelatine um Luftblasen (durch Contraction und die hierdurch erzielten Spannungen), aber auch (durch bestimmt gerichtete Stoffbewegung?) in Oelseifenmasse[3]) auftreten sah, dass A. Fischer[4]) schöne Strahlungen, die sich um Zellkernreste als Centrum anordneten, durch Ausfällen von Albumose in todten Hollundermarkzellen erhielt, dass sich ferner im magnetischen Kraftfeld[5]) Eisentheilchen in ähnlicher Art gruppiren können. Auch ist noch unbekannt, in welcher Weise (ob activ, passiv etc., vgl. II, p. 740) die Chromosomen bewegt und angeordnet werden. Uebrigens würde immer nur die nächste mechanische Ursache einer einzelnen Action in dem Gesammtprocesse der Theilung ermittelt sein, wenn sich z. B. herausstellen sollte, dass die Motion der Chromosomen durch die Zug- und Druckwirkung der Spindelfasern bewirkt wird[6]).

Wie alles vitale Geschehen ist auch die Kern- und Zelltheilung von den

1) Vgl. Bd. II, p. 45; I, p. 47. Näheres bei R. Hertwig, p. 698; Strasburger, l. c. 1900, p. 118; Zimmermann, Morphologie u. Physiol. d. pflanzlichen Zellkerns 1896, p. 48. An diesen Orten, sowie in den Lehrbüchern, ist Näheres über den Theilungsprocess zu finden, bei dem auch eine Massenzunahme der Kernstoffe eintritt.

2) Bütschli, Untersuch. über Structuren 1898, p. 156.

3) Bütschli, Untersuch. ü. mikroskopische Schäume 1892, p. 29, 159. An dieser Stelle (p. 166) sowie bei A. Fischer ist auch Näheres über die Plasmastrahlungen zu finden. In wie weit diese Strahlungen, sowie andere Vorgänge bei der Theilung, direct an lebenden Objecten sichtbar sind, vgl. Strasburger, Botan. Zeitung Referate 1900, p. 300, sowie Zacharias, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 298.

4) A. Fischer, Fixirung, Färbung u. Bau d. Protoplasmas 1899, p. 206. In diesem Falle wirkt der Kernrest nur als Ansatzpunkt für die sich ausscheidenden Massen. Eine active Thätigkeit des Centrums (also ein kinetisches Centrum) ist demgemäss zum Zustandekommen der Strahlung nicht gerade nothwendig.

5) Vgl. hierüber Errera, Compt. rend. d. l. soc. royale d. botanique d. Belgique 1890. Bd. 29, p. 17; Bütschli, l. c. 1898, p. 169. [L. Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1903, Bd. 16, p. 476; M. Seddig, Annal. d. Physik 1903, Bd. 2, p. 815.]

6) Vgl. Bd. II, p. 742. — Es ist nicht geboten, auf die verschiedenen Hypothesen einzugehen, die im allgemeinen auf Grund bestimmter Voraussetzungen, die Mechanik der Kerntheilung, oder doch einen Theil derselben, zu erklären suchen. Zusammenstellungen über solche Theorieen findet man z. B. bei Bütschli, l. c. 1892, p. 160; H. E. Ziegler, Verhandlg. d. deutsch. zoologischen Gesellschaft 1895, p. 62; R. Hertwig, Abhandlg. d. Bayr. Akad. 1898, p. 694; Rhumbler, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1898, Bd. 7, p. 535; Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte 1898, Bd. 8, p. 605; A. Fischer, l. c. p. 224, 257; A. Bethe, Botan. Centralbl. 1902, Bd. 89, p. 513; V. Häcker, Praxis u. Theorie d. Zellen- u. Befruchtungslehre 1899, p. 73.

obwaltenden Verhältnissen abhängig, und demgemäss wird die Veränderung der autogenen und aitiogenen Bedingungen einen gewissen und unter Umständen einen erheblichen Einfluss auf den Verlauf und die formale Gestaltung der besagten Processe haben[1]). Wenn sich also z. B. bei Spirogyra der Nucleus unter normalen Verhältnissen dauernd mitotisch, unter besonderen Bedingungen (bei Aethereinwirkung etc.) aber dauernd amitotisch theilt (II, p. 48), so liegen analoge Beziehungen vor, wie z. B. bei einem Mucor, der gewöhnlich in der Gestalt eines Schimmelpilzes, unter bestimmten Bedingungen aber dauernd in der Gestalt eines Hefepilzes wächst[2]). Da aber die formative Ausgestaltung gewisser anderer Pflanzen durch die Modification der Bedingungen nur wenig alterirt wird, so ist es nicht auffallend, dass bei den meisten Pflanzen die mitotische Kerntheilung unter verschiedenen Bedingungen nicht wesentlich verändert wird. Dass sich aber gewisse Abweichungen einstellen können, haben verschiedene Erfahrungen gezeigt[3]). Auch sind bereits eine grössere Zahl von Fällen bekannt, in denen infolge der Veränderung der äusseren oder inneren Bedingungen einzelne oder zahlreiche amitotische Kerntheilungen[4]) auftreten. Falls aber, wie es bei einzelnen niederen Organismen der Fall ist, der Kern sich normalerweise amitotisch theilt[5]), ist andererseits nicht ausgeschlossen, dass unter besonderen Bedingungen eine mitotische Kerntheilung eintritt. Ohnehin geht schon

---

1) Vgl. II, p. 48; § 39, 54 etc. — An diesen Stellen, sowie in Bd. I, § 8 ist auch hervorgehoben, dass durch Differencirungen aus dem Cytoplasma separirte Partieen (Theile, Organe) mit besonderen Eigenschaften geschaffen werden können. Ebenso wie durch eine solche Differencirung Hyaloplasma und Körnerplasma entstehen, ist es auch wohl möglich, dass aus derselben Masse das Trophoplasma (Alveolarplasma, Wabenplasma) und Kinoplasma (Fadenplasma, Filarplasma) hervorgehen, die Strasburger (vgl. Bd. I, p. 41, u. Strasburger, Histologische Beiträge Heft 6, 1900, p. 144) ohne genügenden Grund für von Haus aus verschiedene Theile ansieht. Jedenfalls ist die Aenderung der relativen Menge mit der Entwickelung und den Aussenbedingungen auch mit dem einheitlichen Ursprung völlig verträglich. Näheres über solche Verschiebungen bei Strasburger, l. c. p. 144; Fr. R. Schrammen, Botan. Centralbl. 1902, Bd. 90, p. 551. Gegen die Annahme von solchen distincten Massen im Cytoplasma haben sich unter andern R. Hertwig (Abhandlg. d. Bayrisch. Akadem. 1898, Bd. 19, p. 690), sowie Zacharias, Flora 1895, Egzbd. p. 259 ausgesprochen.

2) Vgl. hierüber Pfeffer, Sitzungsb. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft 3. Juli 1899.

3) Thatsachen finden sich ausser in den Bd. II, p. 49 Anm. 1 u. 2 citirten Schriften z. B. bei J. Blazek, Bot. Centralbl. 1902, Bd. 90, p. 548; C. van Wisselingh, Flora 1900, p. 373; Gerassimoff, Zeitschrift f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 1, p. 220; Strasburger, Histologische Beiträge Heft 6, 1900, p. 127, sowie in den folgenden erwähnten Arbeiten. Ferner für niedere animalische Objecte: F. Doflein, Zell- u. Protoplasmastudien 1900, p. 42; E. B. Wilson, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1901, Bd. 13, p. 389; A. Wasilieff, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 758; R. Werner, Bot. Centralbl. 1902, Bd. 90, p. 521; H. Wallengren, Zeitschr. f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 1, p. 67. Bei R. Hertwig, Abhandlg. d. Bayr. Akadem. 1898, Bd. 19, p. 687; Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. 1, p. 11, 16, ist auch mitgetheilt, wie sich in bestimmten Fällen die Kerntheilung mit der Entwickelungsphase verschieden gestaltet.

4) Siehe die Bd. II, p. 48 citirte Literatur, sowie besonders W. v. Wasielewski (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 377), der an Wurzeln Amitose durch Chloralhydrat erzielte. Ferner W. Magnus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 242; R. Chodat, Actes d. Congres international de Botanique Paris 1900, p. 23; K. Shibata, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 37, p. 648; Schimkewitsch, Bot. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 605.

5) R. Hertwig, Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. 1, p. 26.

aus dem Gesagten hervor, dass die mitotische und amitotische Theilung nur zwei Typen vorstellen, die durch Bindeglieder verknüpft sind[1]).

Die unberechtigte Annahme verschiedener Forscher, ohne die mitotische Kerntheilung sei die dauernde Erhaltung und Vermehrung eines Organismus unmöglich, ist, ebenso wie das Dogma von der Unentbehrlichkeit des freien Sauerstoffs, nur aus einer incorrecten Verallgemeinerung entsprungen. Es ist auch nicht einzusehen, warum eine völlige erbgleiche Theilung nicht möglich sein soll, ohne dass sich die theilungsthätigen Lebenseinheiten (Pangene, Biophoren) zu grösseren, sichtbaren Complexen (Chromatinfäden etc.) gruppiren[2]). Damit ist wohl vereinbar, dass mit dieser Gruppirung, wie es sicherlich der Fall sein dürfte, ein Vortheil verknüpft ist. Uebrigens ist man auch nicht berechtigt, die Allgemeinheit des Kerns zu fordern, und die neueren Untersuchungen machen es sehr wahrscheinlich, dass dieses Organ bei gewissen niedersten Organismen fehlt[3]), also ebensogut nicht vorhanden ist, wie etwa das Gehirn oder das Herz, die erst bei einer gewissen Entwickelungsstufe des Thierreichs real auftreten.

Plasmaverschmelzungen. Mittelst der regulatorischen Ausnützung der angedeuteten Mittel sind schliesslich die verschiedenartigsten Bewegungen und somit auch die Auseinanderführung und Gruppirung erzielbar, die u. a. in der bestimmten Lagerung der zahlreichen Kerne in einer Vaucheria (I, § 10) etc. oder der Chloroplasten bei dieser und anderen Pflanzen zum Ausdruck kommen. Thatsächlich würde schon durch die selbstthätige Herstellung der entsprechenden Oberflächenspannungen zwischen den Kernen (bezw. den Chloroplasten etc.) und dem umgebenden Cytoplasma bewirkt werden können, dass sich diese Organe bis auf einen gewissen Abstand von einander entfernen oder bis zur Berührung nähern (vgl. II, p. 741).

Eine Zusammenführung bis zur Berührung ist natürlich stets die Voraussetzung für eine Verschmelzung, die aber nicht immer eintritt, wenn Protoplasten derselben Art oder gleichartige Organe im Innern des Protoplasmas zusammentreffen, und die im allgemeinen zwischen fremdartigen Protoplasten und Organen nicht zu Stande kommt[4]). So verschmelzen die Plasmodien verschiedener Arten von

---

1) Vgl. unter andern R. Hertwig, l. c. p. 25. Auch zeigt die übrige Literatur über Kerntheilung, dass nicht immer ein bestimmtes Schema genau eingehalten wird. Ferner bieten die Kerntheilungen, die man, mit Rücksicht auf das Nichtentstehen einer ausgesprochen mitotischen Figur, als Amitosen zusammenfasst, Eigenthümlichkeiten, die wohl nicht mit den von Wasielewski (l. c. p. 401) aufgestellten zwei Typen erschöpft sind.

2) Vgl. dieses Buch, Bd. I, § 8; Bd. II, p. 232 u. p. 179.

3) Siehe besonders in Bezug auf Bacterien G. Hinze, Bericht d. botan. Gesellsch. 1901, p. 369; Unters. ü. d. Bau von Beggiatoa mirabilis 1902. Ferner F. Schaudinn, Archiv f. Protistenkunde 1902, Bd. 1, p. 335; P. Ernst, Centralbl. f. Bacteriol. 1902, Abth. 2, Bd. 8, p. 1; Bütschli, Protozoen 1880, p. 107. Wenn man correcterweise sich dahin ausspricht, dass der Nucleus noch nicht differencirt ist (vgl. R. Hertwig, l. c. 1902, p. 6), so ist wohl möglich, aber nicht nothwendig, dass im Organismus bereits die Formelemente, die man als Chromatin zu bezeichnen pflegt, zwar differencirt aber diffus vertheilt sind. Ohnehin muss das, was wir Chromatin nennen, nicht allgemein identisch sein, und es ist nicht ausgeschlossen, dass es einst Wesen mit dem Charakter des Lebendigen gab oder derzeit noch auf anderen Planeten giebt, die in morphologischer und chemischer Hinsicht wesentlich anders gebaut waren bezw. sind, als die uns bekannten Organismen. (Vgl. Bd. I, p. 48 u. 53.)

4) Ueber symbiotische Vereinigung, sowie über Verwachsungen von Zellen, die auch ohne Plasmaverschmelzung möglich sind, vgl. Bd. II, § 48—50. An dieser Stelle

Myxomyceten auch bei innigstem Contact nicht[1], während die Plasmodien derselben Art sich leicht vereinigen. Bei den Schwärmzellen von Aethalium etc. tritt die Verschmelzung freilich erst in einem gewissen Entwickelungsstadium ein[2]. Bei Dictyostelium und anderen Acrasieen unterbleibt dagegen die Verschmelzung dauernd, obgleich sich die gleichartigen Amöben aneinander schmiegen und ein Aggregationsplasmodium bilden[3]. Ferner verschmelzen die Samenfäden nicht unter sich, wohl aber mit der Eizelle, in der dann weiter die Vereinigung des männlichen und weiblichen Kerns vor sich geht[4]. Die Bastardirungen zeigen zugleich, dass auch die Plasmakörper verschiedener Arten verschmelzen können. und vielleicht tritt eine Verschmelzung der Plasmaverbindungen ein, wenn sich bei der Transplantation verschiedene Arten erfolgreich vereinigen[5].

Da zum Zusammenfliessen, ausser einer (mindestens localen) innigen Berührung, die Ueberwindung der Oberflächenspannung nothwendig ist, so kann auch bei todten Massen die Verschmelzung auf verschiedene Weise erschwert oder verhindert werden. So genügt bekanntlich eine geringe Verunreinigung der Oberfläche, um die Vereinigung von Quecksilbertropfen etc. zu hemmen. Ein solches Resultat wird überhaupt erzielt, wenn die relativen Spannungsverhältnisse bewirken, dass sich nach physikalischen Gesetzen eine äusserst dünne Schicht des Zwischenmediums als trennende Zone erhält (bezw. eindrängt[6]). Ferner zeigt das Verhalten der erstarrten Gelatine, dass schon durch eine entsprechende Cohäsionssteigerung der peripheren Schicht eine Verschmelzung vermieden werden kann. Es ist also von Fall zu Fall zu entscheiden, ob etwa die Secretion einer dünnen Gallerthülle, oder irgend eine Regulirung der Oberflächenspannung, oder andere Mittel angewandt werden, um die Verschmelzung der an sich gleichartigen Protoplasten zu verhindern, bezw. einzuleiten.

Thatsächlich wissen wir nicht zu sagen, wie es kommt, dass nach Klebs[7] die Gameten von Protosiphon botryoides nicht copuliren, wenn sie bei 26—27 C. zur

---

ist auch zum Theil auf die Plasmaverschmelzung Rücksicht genommen. Ueber das Zusammenführen von Zellen etc. vgl. Bd. II, § 155.

1) Siehe z. B. Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 337; L. Celakovsky, Flora 1892, Ergzbd. p. 215. Letzterer fand, dass auch dann kein Verschmelzen eintritt, wenn ein Plasmodiumstückchen in den Protoplasten einer anderen Art aufgenommen wird.

2) Da der Eintritt dieses Entwickelungsstadiums von Aussenbedingungen abhängt (vgl, Bd. II, § 57), so kann nach Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 196) durch geeignete Culturbedingungen erzielt werden, dass die Verschmelzung der Schwärmer und somit die Bildung eines Plasmodiums dauernd unterbleibt.

3) Vgl. Zopf in Schenk's Handbuch d. Botanik 1887, Bd. III, 2, p. 22; G. Potts, Flora 1902, Ergzbd. p. 281 und die an diesen Stellen citirte Literatur. Ueber die Ursachen des Zusammenwanderns siehe Bd. II, § 155.

4) Beachtenswerth ist, dass nach dem Eindringen eines Samenfadens sehr bald Veränderungen an der Oberfläche der Eizelle vor sich gehen, die das Eindringen weiterer Samenfäden verhindern. Die Sistirung dieser Veränderungen verursacht offenbar, dass, wie R. Hertwig (O. Hertwig, Zelle u. Gewebe 1893, p. 93) fand, bei Einwirkung von Chloralhydrat eine Anzahl von Samenfäden in ein Seeigelei eindringt.

5) Vgl. Bd. II, p. 219, sowie Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 586, 592; A. Meyer, Bot. Zeitung 1902, p. 173.

6) Näheres bei Quincke, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1879, Bd. 19, p. 129; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 107; Rhumbler, Biolog. Centralbl. 1898, Bd. 18, p. 115. Eine Folge der Spannungsänderungen ist es auch, dass die Vereinigung von Oeltropfen in reinem Wasser schwer, in alkoholhaltigem Wasser aber leicht erfolgt.

7) Klebs, Bedingungen d. Fortpflanzung 1896, p. 209.

Entwickelung kommen und ausschwärmen, und dass bei den Schwärmzellen von Aethalium erst allmählich die Verschmelzungsfähigkeit eintritt. Wenn sich aber nach Townsend[1]) die durch Plasmolyse getrennten Plasmamassen, trotz der Aneinanderpressung, nach der Aufhebung der Plasmolyse öfters nicht vereinigen, so wird dieses offenbar durch die Zwischenlagerung einer geringen Menge todter Substanz bewirkt, die bei der Zerstörung der Verbindungsfäden entstand. Bei den Plasmodien eines Myxomyceten wird dagegen das Verschmelzen sogar durch eine ansehnliche Schicht von Fremdkörpern nicht verhindert, weil diese durch die ausgesandten Pseudopodien durchbrochen und auf diese Weise der Contact zwischen den getrennten Plasmamassen hergestellt wird. Das Ectoplasma bildet aber desshalb kein Hinderniss für die Verschmelzung, weil seine höhere Cohäsion bei der Einführung in das Innere des Protoplasmas verloren geht (II, p. 718). Uebrigens wird, wo es darauf ankommt, sogar die Zellwand weggelöst, und hierdurch die Berührung und die Verschmelzung der bis dahin getrennten Protoplaste ermöglicht. Andererseits wird bei der Zelltheilung nicht nur durch Einschnürung, sondern auch auf andere Weise (Einschiebung von trennenden Massen etc.) die Trennung von Protoplasten (auch ohne Zellhautbildung) ausgeführt.

Alle diese Erörterungen gelten auch für die Chlorophyllkörner (ebenso für Zellkerne etc.), deren Zusammenfliessen wohl theilweise schon durch die Herstellung und Erhaltung einer trennenden cytoplasmatischen Zwischenmasse verhindert wird (II, p. 745). Jedenfalls folgt aus dem Unterbleiben der Verschmelzung nicht, dass den bezüglichen Plasmamassen die Mischungsfähigkeit abgeht, welche also auch fremdartigen Protoplasten zukommen kann, die sich unter normalen Verhältnissen nicht vereinigen.

Austausch von festen Theilen. Dem Wesen der Sache nach handelt es sich bei dem Protoplasten, wie bei der symbiotischen Vereinigung von fremdartigen Organismen, um ein wechselseitiges Zusammenwirken und Zusammenhalten differenter Theile (I, p. 47; II, § 48—50). Diese Analogie tritt uns besonders schön entgegen, wenn wir z. B. Infusorien betrachten, in deren Protoplasma kleine Algen symbiotisch wohnen (II, p. 211). Da unter diesen Umständen bei dem Wachsen und Vermehren (analog wie bei einer chlorophyllhaltigen Pflanze) der symbiotische Zusammenhalt dauernd erhalten bleibt, während andere aufgenommene Fremdkörper zumeist früher oder später ausgestossen werden, so bedarf es also besonderer Bedingungen und Wechselwirkungen, um das Ausstossen der besagten Algen, ebenso der Chlorophyllkörper und der anderen Organe des Protoplasten, zu vermeiden[2]). Eine solche Tendenz zum Ausstossen der Fremdkörper besteht übrigens auch bei den hautumkleideten Zellen, bei denen ein Austausch zwischen Protoplasma und Zellsaft möglich ist, der nur die innerhalb der Zelle gebildeten Fremdkörper (Krystalle von Calciumoxalat u. s. w.) betreffen kann.

Diese Aufnahme und Ausgabe von festen Körpern wird, wie schon mitgetheilt ist (I, § 19), augenscheinlich durch die mit der Bewegungsthätigkeit verknüpften mechanischen Wirkungen herbeigeführt. Die Erfahrung, dass die Aufnahme in der Regel nicht eintritt, wenn Partikel verschiedenartiger Körper mit der nicht

---

1) Townsend, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, p. 495. — Falls ein dünner Plasmafaden zwischen den separirten Plasmapartieen erhalten bleibt, erfolgt bei der Aufhebung der Plasmolyse stets Verschmelzung, da eine locale Vereinigung ausreicht, um eine vollständige Verschmelzung herbeizuführen.

2) Pfeffer, Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper 1890, p. 174.

§ 140. Anderweitige Bewegungen im Protoplasma.

Ebenso wie die amöboiden und Strömungs-Bewegungen sind auch die übrigen Ausgestaltungen und Bewegungen im Protoplasten Symptome und Folgen der vitalen Thätigkeit. Da wir aber das Zustandekommen dieser Actionen (zu denen z. B. auch die Kern- und Zelltheilungsvorgänge gehören) nicht in zureichender Weise causal aufzuklären vermögen, so müssen wir uns im wesentlichen auf die Andeutung der in Betracht zu ziehenden Bedingungen und Factoren beschränken. Diese ergeben sich übrigens in der Hauptsache aus den Erörterungen über die Mechanik und die Regulation der amöboiden Bewegungen (II, § 137), wenn man beachtet, dass nicht nur der ganze Protoplast, sondern auch die in ihm differencirten Theile (auf deren Zusammenwirken die Lebensthätigkeit beruht, Bd. I, Kap. II) selbstthätig und doch zugleich in physiologischer und mechanischer Abhängigkeit arbeiten, also ebenfalls bewegungs- und gestaltungsthätig sind bezw. sein können.

Soweit die dem Cytoplasma eingebetteten differencirten Organe einen zähflüssigen Aggregatzustand besitzen, wird also auch ihre Gestaltung und Bewegung in dem früher (II, p. 715) erörterten Sinne von denselben physikalischen Gesetzen beherrscht (bezw. durch diese eingeengt), wie die einer zähflüssigen todten Masse. Demgemäss müssen Vacuolen (oder Oeltropfen etc.), die aneinander gepresst, oder in eine zu dünne Plasmaschicht eingezwängt werden (II, p. 718), eine entsprechende Deformation erfahren, und offenbar wird in gewissen Fällen durch solche oder andere mechanische Wirkungen die Abflachung des Zellkerns etc. bewirkt. Andererseits hat die Zunahme der osmotisch wirksamen Substanz, d. h. die hierdurch verursachte Vergrösserung einer Vacuole, eine Verschiebung in dem angrenzenden Plasma zur Folge, und wir haben bereits (II, p. 728) vernommen, dass auf diese Weise sogar eine bestimmt gerichtete Plasmaströmung hervorgerufen werden kann. Ebenso wird durch die active Vergrösserung oder Formänderung des Zellkerns, durch die Bildung und Vergrösserung eines Stärkekorns u. s. w., eine mechanische Verschiebung im Plasma und hierdurch eine gewisse Störung des physikalischen Gleichgewichts geschaffen, die zur Folge hat, dass sich eine Bewegung einstellt, die auf die Herstellung des neuen Gleichgewichts und somit auch auf eine bestimmte Anordnung und Gruppirung der Organe und Einschlüsse im Cytoplasma hinarbeitet.

Es ist aber als eine Folge der physikalischen Bedingungen zu verstehen, dass sich der zähflüssige Protoplast bei der Plasmolyse schnell abrundet (II, p. 714), während unter den in der Zelle gebotenen Verhältnissen eine interne Umlagerung so langsam ausgeglichen wird, dass bis zur Wiederherstellung des Gleichgewichtszustandes zuweilen mehr als eine Woche vergeht, wenn durch eine starke Centrifugalwirkung eine einseitige Anhäufung des Protoplasmas erzielt ist (II, § 147). Allerdings gilt dieses nur für den Fall, dass nur die (physikalische) Oberflächenenergie wirksam ist. Denn wenn das Protoplasma strömungsthätig ist, wird die Umlagerung mit Hilfe dieser physiologischen Bewegung schnell ausgeglichen.

Da sich die internen Umlagerungen (Störungen) nur langsam ausgleichen, so wird das stabile Gleichgewicht in der Gestaltung und Anordnung des Protoplasmas vielleicht nie erreicht, wenn durch die Thätigkeit im Protoplasten immer wieder neue Potentialdifferenzen geschaffen werden. Uebrigens lässt sich die zu fordernde stationäre Gleichgewichtslage aus verschiedenen Gründen nicht leicht (theoretisch) präcisiren, und zwar schon desshalb nicht, weil uns die maassgebenden Bedingungen (Oberflächenspannung etc.) nicht genügend bekannt sind, und weil zudem in dem thätigen Protoplasten sehr wohl anomogene Spannungen unterhalten werden können. Im allgemeinen entsprechen aber die Gestaltungen und Anordnungen des Protoplasten und im Protoplasma dem, was man unter den obwaltenden Bedingungen nach physikalischen Gesetzen in einem zähflüssigen Gemische zu erwarten hat.

Dadurch, dass die Organe des Protoplasten nicht in einer todten, sondern wiederum in einer lebendigen Masse liegen, sind Bedingungen geboten, die im erhöhten Grade die Schaffung einer local verschiedenen Thätigkeit und Oberflächenspannung ermöglichen[1]). Auf diese Weise kann also z. B. sehr wohl eine spindelförmige Gestaltung oder ein amöboider Formenwechsel oder eine active Fortbewegung des Zellkerns, der Chromatophoren etc. bewirkt werden. Denn wir haben gehört (II, p. 715), dass auch Oeltropfen, Quecksilbertropfen u. s. w. bei Unterhaltung einer anomogenen (polaren) Oberflächenspannung, ohne wesentliche Aenderung des Umrisses, eine bestimmt gerichtete Locomotion ausführen, durch die sie, je nach den obwaltenden Bedingungen, einander genähert oder von einander entfernt werden. Eine solche Locomotion, also auch ein Zusammenführen oder Auseinanderführen, sowie eine bestimmte Gruppirung kann aber auch durch localisirte, gleichsinnig oder ungleichsinnig gerichtete (langsame) Bewegungen im Cytoplasma bewirkt werden, dessen Bewegungsfähigkeit durch die Protoplasmaströmungen demonstrirt wird.

Thatsächlich wissen wir aber nicht, in wie weit diese und andere Gestaltungen und Bewegungen durch die Oberflächenenergie oder durch die Mitwirkung anderer Factoren erzielt werden. Einmal ist schon zu bedenken, dass bei Erhaltung des zähflüssigen Aggregatzustandes der Gesammtmasse einzelne Partien (einzelne Organe oder Theile des Cytoplasmas, des Zellkerns etc.) vorübergehend oder dauernd eine festere Consistenz gewinnen können, die in der früher (II, p. 716) angegebenen Weise und mit den dort angedeuteten Mitteln eine anderweitige active Gestaltungsthätigkeit gestatten. Vermuthlich wird auf diese Weise die Conservirung der besonderen Form der Chlorophyllbänder von Spirogyra ermöglicht, und vielleicht spielt eine Cohäsionszunahme eine Rolle bei der Ausgestaltung und dem Formenwechsel der Chromosomen etc.

Weiter ist unbekannt, in wie weit durch die Stoffwechsel- und Bauthätigkeit (Ausfällen, Auflösen etc.), für sich und in Verbindung mit anderen Processen, transitorische oder bleibende Differenzen und Differencirungen erzeugt werden, die mit ihrer Realisirung wiederum neue Bedingungen und Angriffs-

1) Wir haben hier nur die Oberflächenspannung an der Grenzfläche der sichtbaren, differencirten Theile im Auge, ziehen also nicht die Vorgänge in Betracht, welche sich im Innern der imbibitions- und quellungsfähigen Organe etc. abspielen. Vgl. Bd. II, p. 719.

Schwärmzellen durch die Aussenbedingungen gänzlich verhindert werden kann[1]). Durch diese ist es andererseits möglich, bei Bacterien, Flagellaten, Myxomyceten etc. die Entstehung der Ruhezustände zu unterdrücken und somit diese Organismen dauernd in einem bewegungsthätigen Zustand zu erhalten. Dagegen ist z. B. bei den Samenfäden die Dauer des Lebens und der Bewegungsthätigkeit begrenzt und kann demgemäss durch das Ausmaass der Temperatur etc. nur in gewissen Grenzen zeitlich verlängert oder verkürzt werden. Eine solche Verkürzung der Schwärmzeit wird bei den zu Vermehrungszwecken dienenden Zoosporen verschiedener Algen auch durch Beleuchtung hervorgerufen (II, § 144).

Natürlich können die Erfahrungen über die Bedeutung der Aussenfactoren für Wachsthum und Gedeihen nur in allgemeinen Zügen und bis zu gewissem Grade einigen Aufschluss über die specifisch verschiedene Abhängigkeit der locomotorischen und intraplasmatischen Bewegungen von den Aussenbedingungen geben. So lässt sich z. B. aus der Lage der Grenzwerthe in Bezug auf Wachsthum und Gedeihen im allgemeinen ersehen, ob das Maximum für die Bewegungsthätigkeit bei niederer oder höherer Temperatur etc. liegt, und es ist einleuchtend, dass nur die anaeroben Organismen dauernd ohne Sauerstoff bewegungsthätig sein können. Eine nähere Präcisirung der specifischen Aussenbedingungen, sowie der Lage von Minimum, Optimum und Maximum, kann aber in Bezug auf die uns hier beschäftigenden Bewegungsthätigkeiten, sowie in Bezug auf andere Partialfunctionen, nur empirisch ermittelt werden. Factisch werden diese Bewegungen nach dem Auswachsen der Zelle fortgesetzt. Auch lässt sich in gewissen Fällen durch äussere Einflüsse die Bewegungsthätigkeit (bezw. das Wachsen) sistiren, ohne dass das Wachsthum (bezw. die Bewegungsthätigkeit) still steht.

So gedeihen nach A. Fischer[2]) verschiedene Bacterien noch in concentrirten Lösungen, in denen, trotz der Ausbildung der actionsfähigen Cilien, keine Bewegung zu Stande kommt. Diese unterblieb auch, als Ritter[3]) facultativ anaerobe Bacterien im sauerstofffreien Raume cultivirte, obgleich bei Zutritt von Sauerstoff sogleich die Bewegungsthätigkeit von den actionsfähigen Organismen aufgenommen wurde. Vermuthlich werden in vielen Fällen Maximum und Minimum für das Wachsthum etwas höher oder tiefer liegen, als für die locomotorischen und plasmatischen Bewegungen.

Ohne Wachsthum und Vermehrung ist natürlich eine unbegrenzte Fortdauer des Lebens und somit des Bewegens unmöglich. Mit dem Auswachsen

---

1) Vgl. Bd. II, § 57. Ueber die Züchtung von bewegungsfähigen oder unbeweglichen Rassen siehe Bd. II, p. 243.

2) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 48, 153. Ein gleicher Erfolg wird auch durch bestimmte Gaben von Carbolsäure etc., überhaupt durch ein gewisses Ausmaass von Einflüssen erzielt, die bei etwas intensiverer Einwirkung die Entwickelung hemmen. Vermuthlich wird ein solches Resultat auch durch eine dem Maximum nahe liegende Temperatur herbeigeführt werden. Die Angaben von T. Matzuschita (Centralbl. f. Bacteriolog. II. Abth., 1901, Bd. 7, p. 209) lassen unentschieden, in wie weit die Bewegungslosigkeit durch die Entstehung von cilienfreien Entwickelungsstadien verursacht wurde. — Nach D. Ellis (ebenda 1902, Bd. 9, p. 546) wird öfters die Bewegungslosigkeit durch die Production von Schleim verursacht, der mechanisch hemmend wirkt.

3) G. Ritter, Flora 1899, p. 337.

wird aber selbstregulatorisch die Wachsthumsthätigkeit ausgeschaltet, die vermuthlich auch bei bestimmten Einwirkungen (abgesehen von der mechanischen Hemmung) früher zum Stillstand kommt, als die Locomotion und die Plasmabewegungen. Diese vermögen aber, ebenso wie das Wachsen etc., unter Umständen eine kurze oder auch eine längere Zeit unter Bedingungen auszuhalten, in denen auf die Dauer weder die Bewegungsthätigkeit noch die Existenz des Organismus möglich ist (II, p. 280). Es sei nur daran erinnert, dass die Bewegungen nicht sogleich in einer supramaximalen oder in einer inframinimalen Temperatur still stehen (II, § 143), dass sich einige obligat aerobe Organismen nach der Entziehung von Sauerstoff zunächst noch bewegen oder Protoplasmaströmung zeigen, und dass die Bewegungen der anaeroben Bacterien bei Zufuhr von Sauerstoff eine gewisse Zeit anhalten (II, § 148). Uebrigens sind derartige Thatsachen, sowie einige Erfahrungen über die Separation von Wachsthumsthätigkeit und Krümmungsbewegungen bereits früher mitgetheilt[1]). Bei dieser Gelegenheit ist auch gezeigt, dass sich in gewissen Fällen die Perceptionsfähigkeit für gewisse Reize ohne die Sistirung der Actionsfähigkeit aufheben lässt und umgekehrt. Dem entsprechend ist auch in einigen Fällen die Sistirung der tropistischen Sensibilität (durch Aether etc.) ohne die Aufhebung der Locomotion gelungen (II, § 148), und vermuthlich werden mit der Zeit vielfach analoge Verhältnisse aufgedeckt werden. Ohnehin ist bei verschiedenen Arten eine weitgehende Veränderlichkeit und zuweilen ein völliges Schwinden der Sensibilität beobachtet worden.

Nach den allgemeinen Erfahrungen über die formalen Bedingungen ist es selbstverständlich, dass auch die hier behandelten Bewegungen durch eine genügende Senkung der Temperatur zum Stillstand gebracht, also durch die Steigerung der Temperatur wiederum erweckt werden können. Dagegen gehen die meisten locomotorischen und intraplasmatischen Bewegungen, wie viele andere Bewegungen (II, p. 76, 531), auch im Dunkeln von statten. Indess werden die Purpurbacterien, die sich im Dunkeln normal entwickeln, in der Regel erst durch Lichtzutritt zur Bewegungsthätigkeit veranlasst und durch Lichtentziehung wieder, in Bezug auf die Bewegung, in einen Starrezustand versetzt (II, § 144)[2]). Ferner kommen die Plasmaströmungen zwar nicht unter normalen Verhältnissen, wohl aber bei gleichzeitigem Einfluss einer gewissen Aethermenge im Dunkeln zum Stillstand, so dass unter diesen Umständen (in dieser Stimmung) durch Lichtentziehung Lähmung, durch Beleuchtung Erregung der Bewegungsthätigkeit verursacht wird (II, § 144).

Uebrigens gelten die allgemeinen Erörterungen über Bedeutung und Wirkung der Aussenfactoren (II, § 20, 63, 77, 105) nicht nur für die nothwendigen

1) Bd. II, § 105, 121. — Ueber die Separation von Zell- u. Kerntheilung siehe Bd. II, § 12.

2) Dahin gehören auch die facultativ anaëroben Bacterien, die nur bei Zutritt von Sauerstoff bewegungsthätig werden (II, p. 750). Man kann in solchen Fällen von phototonischen oder thermotonischen Wirkungen oder mit Engelmann (vgl. II, p. 861 Anm.) von Photokinese, Chemokinese etc. reden. — Die Beruhigung gewisser Schwärmzellen durch das Licht (II, § 144), der Zoosporen von Saprolegnia durch Fleischextract (Pfeffer, Untersuch. a. d. Botanisch. Institut zu Tübingen 1884, p. 467; Rothert, Flora 1901, p. 374) beruht dagegen auf einer Abkürzung der grossen Periode dieses Entwickelungsstadiums.

(formalen) Bedingungen, sondern auch für unnöthige und ungewöhnliche Eingriffe, sowie auch in Bezug auf die Uebergangsreize, die Accommodation u. s. w. Zu den Eigenheiten der Locomotionen und der Plasmaströmung gehört es z. B., dass sie, wie auch gewisse andere Bewegungen, durch Aether, Chloroform etc. sistirt werden. Ebenso scheint durch inframaximale Dosen von Aether und anderen schädlichen Stoffen etc. häufig eine gewisse Beschleunigung der hier behandelten Bewegungen veranlasst zu werden[1]).

Weiter ist früher (II, p. 364, 478, 504, 514) allgemein hervorgehoben, dass durch den schnellen Wechsel der Aussenbedingungen oder durch plötzliche Eingriffe (gleichviel ob dadurch eine bleibende Veränderung der Aussenbedingungen hergestellt wird oder nicht) wohl allgemein eine kurze oder auch länger anhaltende Störung (Uebergangsreaction) hervorgerufen wird, die z. B. durch Erregung oder Lähmung der Thätigkeit (oder auch beider nacheinander) bemerklich wird. Analoges findet man auch bei den hier besprochenen Bewegungen, unter denen insbesondere die schnellen Locomotionen die Wahrnehmung von sehr kurzen transitorischen Störungen gestatten, die in anderen Fällen sich leicht der Beobachtung entziehen oder auch wegen der langsamen Actionsfähigkeit nicht zur Ausbildung kommen. Bei solchen Organismen wird wohl auch durch die plötzliche Uebertragung in eine supramaximale Temperatur oder in einen zu sauerstoffarmen Raum etc., überhaupt durch die plötzliche Herstellung von schädlichen und tödtlichen Bedingungen, vorübergehend ein besonders lebhaftes Herumschiessen hervorgerufen, das an die verzweifelten Anstrengungen erinnert, die ein Thier ausführt, das sich tödtlichen Einflüssen zu entziehen sucht. Uebrigens bringt es die specifisch verschiedene Empfindlichkeit mit sich, dass der eine Organismus ansehnlich, der andere nicht merklich reagirt, dass ferner bei einem Organismus verschiedenartige, bei einem anderen nur bestimmte Veränderungen (Uebergangsreize) eine erhebliche Uebergangsreaction hervorrufen.

Ferner wird durch Temperaturschwankungen, Lichtwechsel, Concentrationswechsel, vorübergehende Chloroformwirkung, Verwundung, überhaupt durch verschiedenartige Einwirkungen in vielen Fällen die Hervorrufung (bezw. Beschleunigung) der Plasmaströmung bewirkt, die je nach der Reizintensität etc. nur kurz oder, insbesondere nach einer Verwundung, lange, unter Umständen sogar bis zum Absterben anhält (II, § 153). Ein solcher Erfolg ist immer das Resultat einer complicirten Reaction, und so ist es nicht überraschend, dass durch die plötzliche Veränderung der Temperatur, der Concentration, des Druckes etc. öfters eine vorübergehende Beschleunigung oder Hemmung (bezw. beides) einer bereits thätigen Plasmaströmung verursacht wird[2]). Die genannten und andere Veränderungen und Eingriffe pflegen ferner bei den sich amöboid bewegenden Protoplasten ein Abrundungsbestreben (eine contractorische Thätigkeit) hervorzurufen, auf das zuweilen eine gesteigerte, expansorische Thätigkeit folgt (vgl. II, § 136, 137).

Weiter wird auf verschiedene Weise (durch Uebergang in ein anderes

1) Ueber solche Wirkungen auf Wachsen, Stoffwechselthätigkeit etc. siehe Bd. II. p. 228; I. p. 373, 408, 575.

2) Verschiedene Beispiele sind in den folgenden Paragraphen zu finden.

Medium, durch Contact etc.) verursacht, dass sich die Wimpern von Chlamydomonas plötzlich gerade strecken und dadurch ein Zurückschnellen dieses Organismus bewirken, der in dem homogenen Medium nach einer oder einigen Secunden die Wimperthätigkeit und die Fortbewegung wieder aufnimmt[1]). Bei Bacterium photometricum wird eine solche Schreckbewegung besonders durch eine plötzliche Lichtabnahme ausgelöst (II, § 144). Da somit dieses Bacterium zurückprallt, und zwar um das 10—20fache seiner Länge, wenn es durch seine Fortbewegung an die Grenze eines beleuchteten Areales gelangt, so wird dieser Organismus in einem Lichtfelde festgehalten, und sammelt sich allmählich massenhaft an, weil die Schreckbewegung nur bei dem Uebergang von Licht in Dunkelheit eintritt (II, § 142). In analoger Weise ruft bei vielen Bacterien, bei manchen Flagellaten, Infusorien etc. der Uebergang aus der concentrirteren in die verdünntere Lösung ein Zurückprallen und hierdurch eine Anhäufung in dem concentrirteren Medium hervor[2]). Auch dieses Reactionsvermögen ist in specifisch verschiedenem Grade und nicht immer in einer merklichen Weise ausgebildet. Uebrigens ist z. B. mit einer ausgezeichneten Empfindlichkeit gegen den Concentrationswechsel öfters keine merkliche Empfindlichkeit (Reaction) gegen eine plötzliche Lichtschwankung verknüpft und umgekehrt.

Die Erfahrungen, dass die Schreckbewegung bei Bacterium photometricum nur bei dem Uebergang von Licht in Dunkelheit, bei Pelomyxa palustris (II, § 144) dagegen nur bei dem Uebergang vom Dunkeln in das Helle ausgeführt wird, dass ferner gewisse Bacterien u. s. w. nur bei dem Uebergang von der concentrirteren zur verdünnteren Lösung zusammenschrecken, sind schöne Beispiele dafür, dass der umgekehrte Wechsel nicht denselben Erfolg hervorruft. Eine derartige Differenz kommt ferner darin zum Ausdruck, dass eine auffällige Deformation des Protoplasmas nicht bei der Erhöhung der Temperatur bis zum Maximum, wohl aber bei der Rückkehr auf die normale Temperatur eintritt (II, § 143). Ebenso wird eine Deformation nicht durch den Uebergang zu einer inframinimalen Temperatur, wohl aber durch die Wiedererwärmung hervorgerufen. Uebrigens wurde schon früher (II, p. 478, 504) auf analoge physiologische Verhältnisse hingewiesen, und zugleich darauf, dass auch Apparate bekannt und construirbar sind, bei welchen durch die progressive Veränderung ein anderer Erfolg ausgelöst wird, wie durch die gleichgrosse, regressive Veränderung.

§ 142. Allgemeines über tropistische Reizungen.

Auch bei vielen freibeweglichen Organismen ist eine specifisch verschiedene tropistische Sensibilität ausgebildet, und es wurde bereits (II, p. 347) betont, dass mit Phototaxis, Chemotaxis etc. nur gekennzeichnet sein soll, dass die tropistische Reaction nicht durch eine Krümmungsbewegung, sondern mittelst der

1) Pfeffer, l. c. p. 444.

2) Näheres II, § 142, 149. Ob bei diesen Schreckbewegungen vorübergehend die Wimperbewegung aufhört, ist unbekannt. Nach A. Fischer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 76) wird bei dem plötzlichen Wechsel der Concentration die Thätigkeit der Cilien transitorisch sistirt.

zur Verfügung stehenden freien Ortsbewegung ausgeführt wird. Uebrigens ist schon darauf hingewiesen, dass es eine scharfe Grenze zwischen den tropistischen Reactionen der freibeweglichen und der festgewurzelten Organismen schon desshalb nicht giebt, weil unter Umständen, nach der Fixirung der Basis (in analoger Weise wie bei einem Menschen), durch den tropistischen Reiz nicht mehr die übliche locomotorische Reaction, sondern hauptsächlich oder allein eine Neigung oder Krümmung des Körpers ausgelöst wird (vgl. auch II, p. 354).

Sofern aber durch den tropistischen Reiz eine bestimmte Orientirung der Hauptachse des Körpers zur Reizrichtung veranlasst und erhalten wird, so ist damit auch eine bestimmte Bewegungsrichtung des locomotorischen Organismus gesichert, da dieser (zumeist) in der Richtung der Hauptachse fortrückt und demgemäss seine Bewegungsrichtung nicht ändert, so lange die bestimmte Orientirung der Körperachse fortbesteht (II, § 134). Wird also z. B. die Körperachse parallel zur Angriffsrichtung des Tropisticums orientirt, so werden sich allmählich alle positiv phototactischen Schwärmer an der beleuchteten Seite eines Glastroges sammeln, ebenso werden die positiv chemotactischen Schwärmer in eine Capillare wandern, von der aus sich das Chemotropicum diffundirend ausbreitet (vgl. II, § 145, 149).

Jedoch kann eine locale Ansammlung auch ohne eine solche Dirigirung der Bewegungsrichtung dadurch zu Stande kommen, dass der locomotorische Organismus z. B. ungehindert in eine heller beleuchtete Zone oder in die concentrirtere Lösung (z. B. in eine mit dem Chemotropicum gefüllte Capillare) eindringt, aber durch die schon (II, p. 753) erwähnte, einseitige Uebergangsreizung (Schreckbewegung) verhindert wird, aus dem helleren Raume oder aus der concentrirteren Lösung (aus der Capillare, aus einem Tropfen etc.) auszuwandern. Denn da sich die umherschwimmenden Organismen ohne eine directive Wirkung gleichmässig im Wasser vertheilen, so wird ein locales Festhalten eine Ansammlung verursachen, gleichviel, ob das Festhalten auf mechanische Weise (durch Festkleben, Abtödten etc.) oder durch eine physiologische Reaction bewirkt wird. In analoger Weise hat auch die Zurückhaltung eines Stoffes in einer Zelle etc. zur Folge, dass schliesslich die gesammte Menge dieses Stoffes aus der umgebenden (begrenzten Flüssigkeitsmenge in die Zelle übergeführt wird (II, § 22).

Durch eine solche einseitige Uebergangsreizung (Schreckbewegung) wird unter anderm die Ansammlung des Bacterium photometricum in einem Lichtpunkt, sowie die Ansammlung verschiedener Bacterien und Infusorien (durch chemische oder osmotische Reizwirkung) in der concentrirteren Lösung herbeigeführt [1]). Dagegen wird durch die typische tropistische Richtung der Körperachse z. B. die phototactische Bewegung und Ansammlung der Schwärmsporen vieler Algen, die chemotactische Ansammlung der Samenfäden gewisser Pflanzen, der Schwärmer von Saprolegnia und verschiedener Flagellaten u. s. w., die geotactische, sowie die galvanotactische Bewegung verschiedener Organismen bewirkt.

In beiden Fällen handelt es sich um den Erfolg von Reizungen, welche durch die Anomogenität der Aussenwirkung ausgelöst werden, die aber auf einer

1) Vgl. II, p. 753. Nähere Angaben über dieses und das Folgende sind in § 143—155 zu finden.

verschiedenartigen Unterschiedsempfindung beruhen[1]). Denn während die fraglichen Schreckbewegungen durch eine Uebergangsreizung hervorgerufen werden und sich demgemäss so oft wiederholen, als durch die plötzliche Veränderung der Aussenverhältnisse oder durch den Ortswechsel des Organismus die Bedingungen für diese transitorische Reizung hergestellt werden, liegt in dem typischen tropistischen Richtungserfolg eine Gleichgewichtslage vor, die sich bei voller Constanz des tropistischen Einflusses, also auch ohne einen Platzwechsel des Organismus, erhält (II, § 125). Damit hängt es zusammen, dass der derartig gerichtete, locomotorische Organismus nach einem bestimmten Ziele steuert, während die Ansammlung durch die Uebergangsreizung darauf beruht, dass diejenigen Individuen zurückgehalten werden, die bei ihrem allseitigen Herumschwärmen zufällig an den Sammelpunct (in die physiologische Falle) gerathen.

Wendet man aber, wie es von uns geschieht (II, p. 547), »Tropismus« als Collectivbezeichnung für alle physiologischen Reactionen an, bei welchen durch die anomogene (einseitige) Angriffsweise eines Agens (gleichviel welcher Art die veranlassenden und vermittelnden sensorischen und motorischen Processe sind) eine bestimmte Orientirung und Gruppirung herbeigeführt wird, so darf man auch die Ansammlung (Orientirung) durch die Uebergangsreizung (Schreckbewegungen) als einen besonderen Fall der mannigfaltigen tropistischen Reizerfolge ansehen, den man Phobotaxis[2]) (dgl. Photophobotaxis, Chemophobotaxis) benennen kann. Sofern es nöthig erscheint, schlage ich vor, für die tropistischen Reactionen, die durch einen typischen Richtungsreiz veranlasst werden, die Bezeichnung Topotropismus (Topotaxis) anzuwenden.

Ohne Frage wird man bei weiterer causaler Aufklärung der tropistischen Processe noch andere specifische Verschiedenheiten kennen lernen und dann

---

1) Ueber die Reizbedingungen und die Unterschiedsempfindung bei den typischen Richtungsbewegungen siehe Bd. II, § 125. Es bedarf keiner besonderen Erörterung, dass und warum auch die Uebergangsreizung auf einer Unterschiedsempfindung beruht.

2) Die Bezeichnung »Phobismus« wurde von Massart (Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 49) für Schreckbewegungen eingeführt. Diese werden aber auch durch eine diffuse Schwankung der Beleuchtung etc. ausgelöst, und es wird somit durch »phobische Taxis« oder »Phobotaxis« im näheren angezeigt, dass es sich um die Ansammlung durch eine Anomogenität des umgebenden Mediums handelt. Die von Rothert (Flora 1901, p. 393) angewandte Bezeichnung »apobatisch« lässt sich nicht gut mit Taxis zu einem zusammengesetzten Worte vereinen. Da aber »Strophismus« bereits für Torsionsbewegungen vergeben ist (II, p. 549), so kann man nicht wohl als strophische Taxis (bezw. als Strophotaxis), wie es Rothert (l. c.) thut, die typischen tropistischen Richtungserfolge bezeichnen, für welche ich desshalb »Topotaxis«, also ein Wort vorschlage, mit dem angedeutet ist, dass es sich um eine auf einen Ort abzielende Richtungsbewegung handelt. Meinerseits halte ich die Verwendung von »Tropismus« als Collectivbezeichnung, die historisch gerechtfertigt ist (vgl. auch II, p. 547 Anm., sowie Rothert l. c. und Bot. Ztg. 1902, Referate p. 17), für zweckentsprechender als die Einschränkung, welche z. B. Massart (l. c. p. 49) und Nagel (Bot. Ztg. 1902, Ref. p. 24) befürworten. Indess handelt es sich immer nur um conventionelle Begriffsbestimmungen, und so ist es zum guten Theil Geschmackssache, ob man »Tropismus« im engeren oder weiteren Sinne anwenden will. Warum aber Nagel (Bot. Ztg. 1901, p. 297, 1902, Ref. p. 24, vgl. Bd. II, p. 630) speziell die phobischen Reactionen als Erfolge der Unterschiedsempfindung bezeichnet, ist nicht recht einzusehen, da doch alle Reizerfolge, die in Folge eines Wechsels oder einer Differenz eintreten, also ebenso die topotactischen Orientirungen auf Unterschiedsempfindungen beruhen. — Ueber Photopathie vgl. Bd. II, p. 649 Anm.

wohl Veranlassung haben, für die verschiedenen Typen, zum Zwecke einer kurzen und bequemen Verständigung, besondere Kunstausdrücke zu schaffen. Ein besonderer Typus würde z. B. auch dann vorliegen, wenn in Folge der anomogenen Beschaffenheit des umgebenden Mediums (analog wie bei einseitiger Berührung eines Oeltropfens mit Seifenlösung) eine bestimmt gerichtete Fortbewegung bewirkt wird (vgl. II, p. 715). Obgleich in diesem Falle (direct) keine physiologische motorische Thätigkeit nothwendig ist, so würden wir ihn doch, nach unserer Begriffsbestimmung, als einen tropistischen Process anzusprechen haben, den man etwa als Argotaxis[1]) bezeichnen könnte. Vielleicht wird eine solche Argotaxis in einigen Fällen nutzbar gemacht, um eine Annäherung oder Entfernung bewegungsloser Zellen zu erzielen (II, § 155), und es wurde schon II, p. 739) darauf hingewiesen, dass derartige Processe möglicherweise bei der Fortbewegung von Chloroplasten, Zellkernen etc. im Innern der Zelle eine Rolle spielen.

In der Regel ist eine jede physiologische Bezeichnung, die auf Aeusserlichkeiten (z. B. auf dem äusseren Anstoss oder dem Enderfolg) basirt, nur ein Collectivbegriff, und häufig wird bei verschiedenen Organismen ein ähnlicher Erfolg auf differente Weise vermittelt und erzielt. Eine Gruppenbezeichnung ist aber in unserem Falle zur Zeit gar nicht zu entbehren, da nur für einen Theil der beobachteten (und also zu beachtenden) Reactionen ermittelt ist, ob ein topotactischer oder phobotactischer Reizprocess zu Grunde liegt. Es ist dieses übrigens nicht immer leicht zu entscheiden. Zudem resultirt in manchen Fällen der Enderfolg aus dem Zusammengreifen von topotactischen und phobotactischen Reizungen, und schliesslich ist es nicht ausgeschlossen, dass diese beiden Typen durch Bindeglieder verknüpft sind.

Besonders bei kleinen und flinken Organismen vermag nur eine kritische Untersuchung zu entscheiden, ob die Ansammlung durch Topotaxis oder Phobotaxis zu Stande kommt. Denn wenn z. B. eine typische topochemotactische Reizung vorliegt, so eilen durchaus nicht immer alle Individuen auf geraden Bahnen zu der Capillare (der concentrirteren Lösung), und bei schwacher Reizwirkung bedarf es schon einer aufmerksamen Beobachtung, um die tropistische Ablenkung sicher zu stellen. Vor oder in der Capillare aber schiessen die Individuen ebenso herum wie die durch eine phobotactische Wirkung angesammelten Organismen. In der That erweckt das Verhalten von Bacterien nach dem Zuschieben der mit einem Reizstoff gefüllten Capillare zunächst den Eindruck, dass eine chemotactische Ablenkung (Anlockung) stattfindet. So ist es begreiflich, dass erst bei Verwendung von langsam beweglichen Bacterien, und bei einem speciellen Studium des Reactionsvorganges, durch Rothert[2] ermittelt wurde, dass die Ansammlung der Bacterien durch die phobotactische Reizwirkung herbeigeführt wird.

---

1) ἀργός thatlos, unthätig.

2) Die Ansammlung des Bacterium photometricum durch die photische Schreckbewegung wurde von Engelmann (Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 30, p. 95) erkannt. Die chemophobotaktische Ansammlung von Bacterien wurde von Rothert (Flora 1901, p. 393), sowie von H. S. Jennings u. Crosby (American Journal of Physiology 1901, Bd. 6, p. 29) nachgewiesen. Zuvor war schon von Jennings (American Journal of Physiology 1899, II; 1900, III) die phobotactische Reaction und Ansamm-

Vermuthlich wird öfters durch dasselbe Agens eine geringe phobotactische Reactionsfähigkeit neben einer starken und dominirenden topotactischen, ausgelöst und umgekehrt. So mag das Zurückprallen, das man an den ausgezeichnet topisch chemotactischen Samenfäden der Farne beobachtet, wenn sie aus der mit Aepfelsäurelösung gefüllten Capillare zu enteilen suchen, auf einer chemophobotactischen Wirkung beruhen. Auch deuten unter anderm gewisse Beobachtungen an den phototopotactischen Schwärmern von Botrydium darauf hin, dass diese in schwachem Grade photophobotactisch reagiren[1]). Ferner schliessen die Beobachtungen von Rothert nicht aus, dass den chemophobotactischen Bacterien eine gewisse chemotopotactische Empfindlichkeit zukommt, und ich möchte glauben, dass letztere bei einzelnen Arten einen ansehnlichen Werth erreicht.

Sofern aber bei einem Organismus bei jedem Versuche, sich in die verdünntere Lösung zu begeben[2]), eine wenn auch nur geringe Schreckbewegung ausgelöst wird, so muss auch ohne eine topotactische Reaction eine Fortbewegung nach der concentrirteren Lösung hin stattfinden, weil der Uebergang in die verdünntere Lösung unmöglich gemacht wird. Es ist aber durchaus nicht nöthig, dass eine Schreckbewegung schon oder allein durch eine diffuse (allseitige) Schwankung verursacht wird[3]). Denn es ist auch denkbar, dass bei einem Organismus, in Folge der Vertheilung seiner specifischen Sensibilität, bei jeder Abweichung von der Orientirung gegen die Reizrichtung eine Schreckbewegung ausgelöst wird, die dem Sinne nach stets der Ablenkung entgegengesetzt gerichtet ist, also auf die Erhaltung einer bestimmten Orientirung gegen das Tropisticum hinarbeitet. Schliesslich könnte man sogar bei den schnell arbeitenden und reagirenden Schwärmzellen die Erhaltung der topotropistischen Lage als das Resultat von solchen bestimmt gerichteten Schreckbewegungen ansehen, die durch jede Abweichung aus der Gleichgewichtslage veranlasst werden.

Wie schon früher (II, p. 572, 624) hervorgehoben wurde, ist es bei gewissen, freibeweglichen Organismen besonders schön zu übersehen, dass durch die Steigerung des Reizanstosses, bei einer specifisch verschiedenen Reizintensität, die bisherige positiv tropistische in eine negativ tropistische Reaction verwandelt wird. Eine solche Umkehrung wird aber nicht nur bei topotactischen Organismen beobachtet, sondern tritt auch bei phobotactischen dadurch ein, dass die Schreckbewegung, nach der Ueberschreitung einer gewissen Concentration, Lichtintensität etc., nicht mehr bei dem Uebergang in die verdünntere, sondern bei dem Uebergang in die concentrirtere Lösung etc. ausgelöst wird. In Folge dieser antagonistischen Reizungen werden also sowohl die topotactischen, als auch die phobotactischen Organismen in einem gewissen

---

lung bei verschiedenen Infusorien und Flagellaten verfolgt worden. Vgl. auch W. Garrey, Centralbl. f. Physiolog. 1900, Bd. 14, p. 105.

1) Siehe die bei Rothert (l. c. p. 386) citirte Literatur. Vgl. ferner Bd. II, § 144.

2) Wenn sich ein phobochemotactischer Organismus, nach Ueberschreitung des Schwellenwerthes, bei jeder Concentration in einer Capillare ansammelt, so zeigt dieses, dass innerhalb dieser Concentrationsgrenzen eine jede Concentrationsabnahme als Reiz wirkt, dass also die Schreckbewegung in einer jeden Diffusionszone ausgelöst wird.

3) Vgl. Rothert, l. c. p. 399.

Abstand von dem Ausgangspunct des Reizanstosses, also in einer Gleichgewichtszone festgehalten, in der aber die rastlos umherschiessenden Individuen keine Ruhelage annehmen[1].

Speciell bei den einseitig bewimperten (inäquipolaren), topotactischen Schwärmern wird durch die Steigerung der Reizintensität eine Wendung des Körpers und damit eine entgegengesetzt gerichtete topotactische Bewegung verursacht. Infolgedessen schiessen die Schwärmer über die Gleichgewichtszone hinaus, um nach der erneuten Umwendung immer wieder dasselbe Spiel zu wiederholen. Vermuthlich würde aber ein solcher Schwärmer bei der richtigen Reizintensität diatactisch reagiren, wenn er durch Festhalten der Basis gezwungen wäre, in analoger Weise wie eine krümmungsthätige Pflanze, eine fixe Gleichgewichtslage anzunehmen (vgl. II, p. 573). Nach dem Gesagten, und mit Rücksicht auf die ökologische Bedeutung dieser Reactionen, ist es verständlich, dass bei freibeweglichen Organismen in der Regel kein Diatropismus beobachtet wird. Uebrigens stellt sich nach Verworn[2] das Wimperinfusor Spirostomum ambiguum senkrecht zur Richtung des galvanischen Stroms. Auch nehmen gewisse Desmidiaceen (II, § 145), sowie die Chloroplasten von Mesocarpus (II, § 146) bei einer bestimmten Lichtintensität eine photodiatrope Lage ein. Dagegen wird den an sich parallelophototactischen Diatomeen nur zwangsweise eine plagiophototrope Lage aufgedrängt, wenn die Glasplatte, an der die Diatomeen fortgleiten (II, § 135), schiefwinklig gegen die Angriffsrichtung des Lichtes orientirt ist.

Bei den Diatomeen und anderen äquipolaren Organismen kann natürlich die Umkehrung der Bewegung bei Steigerung der Reizintensität ohne eine Wendung der Hauptachse ausgeführt werden. Zudem wird bei solchen Organismen, die sich normalerweise abwechselnd vorwärts und rückwärts bewegen (II, § 135 etc.), das Wandern nach einem bestimmten Ziele dadurch vermittelt, dass, infolge der topotropistischen Reizung, bei jedem Rhythmus die nach dem Ziele gerichtete Bewegung ansehnlicher ausfällt, als die entgegengesetzt gerichtete Bewegung. Bei den Plasmodien und Amöben (II, § 136) wird dagegen die tropistische Lenkung durch die einseitige Förderung der amöboiden Ausgestaltung erzielt.

Das Zurückprallen (die Rückwärtsbewegung) bei der Schreckbewegung scheint in der Regel, auch bei einseitig bewimperten Schwärmern, mit keiner Umwendung der Körperachse verknüpft zu sein. Wenigstens wurde ein

---

1) Belege finden sich in Bd. II, § 145, 149, 151. Ferner ist in II, § 108, 124, 126 erörtert, wie dieser Wechsel der Reactionsrichtung (bezw. der Sensibilität) aufzufassen ist, und in welchem Sinne man die Gleichgewichtslage als Resultante anzusprechen hat. Es ist aber wohl angemessener, in diesen Fällen von einer intermediären oder antagonistischen Gleichgewichtslage oder auch von einer Indifferenzzone (vgl. übrigens II, p. 572 Anm. zu reden, als von einem Optimum, bezw. einer optimalen Reizlage. Jedoch ist nicht zu verkennen, dass die graphische Darstellung eine Curve mit einem Maximum liefert, das man in Bezug auf die functionelle Abhängigkeit der Zuwachsbewegung etc. von der Temperatur u. s. w. als Optimum zu bezeichnen pflegt. Vgl. Rothert, l. c. p. 401.

2) Verworn, Allgem. Physiolog. 1901, III. Aufl., p. 480. Von einem transversalen Thigmotropismus kann man wohl auch bei Oxytrichia und anderen Infusorien reden, die mit ihren Bauchwimpern an der Oberfläche von Gegenständen herumlaufen.

solches Verhalten bei dem einseitig bewimperten Bacterium photometricum von Engelmann[1]) beobachtet. Ferner ist bereits mitgetheilt (II, p. 702), dass eine transitorische Rückwärtsbewegung öfters eintritt, wenn eine Schwärmzelle an eine Glasplatte etc. anstösst. Wird aber, wie es gewöhnlich der Fall ist, bei dem Zurückprallen die Lage des Körpers etwas verändert, so hat die Schreckbewegung auch eine gewisse Veränderung der Bewegungsrichtung zur Folge. In wie weit etwa dorsiventrale Gebilde, analog wie Paramaecium etc.[2]), infolge der besonderen Bau- und Reactionsverhältnisse, bei einer jeden Schreckbewegung zunächst eine bestimmte Lage annehmen, ist für vegetabilische Organismen noch nicht näher untersucht.

Da die Reactionsfähigkeit stets von der Ausbildung der von einander unabhängigen specifischen Sensibilitäten abhängt (II, p. 549), so ist es selbstverständlich, dass derselbe Organismus durch ein bestimmtes Tropisticum zu einer topotactischen, durch ein anderes zu einer phobotactischen Reaction veranlasst werden kann. Auch haben wir bereits gehört, dass an demselben Objecte beide Arten von Reactionen durch denselben Reizanstoss ausgelöst werden können. Es mag hier erwähnt sein, dass z. B. viele Infusorien durch den galvanischen Strom topotactisch, durch chemische oder osmotische Reize phobotactisch gereizt werden, dass gewisse Volvocineen im hohen Grade phototopotactisch, aber zugleich osmophobotactisch sind[3]). Ferner verhält sich nach Garrey[4]) Chilomonas gegen schwache organische Säuren topochemotactisch, gegen (stärkere) anorganische Säuren phobochemotactisch. Zudem dürfte in manchen Fällen die positive Chemotaxis auf topischer, die repulsive Wirkung (negative Chemo- oder Osmotaxis) auf phobischer Reizung beruhen (II, § 149—151).

Im allgemeinen sind auch die tactischen Reizfähigkeiten in einer zweckentsprechenden Anpassung und Combination ausgebildet (vgl. II, p. 549). Damit ist völlig verträglich, dass viele freibewegliche Organismen galvanotactisch reagiren, obgleich diese Reizbarkeit für sie ohne practische Bedeutung ist, dass ferner wohl gewisse Organismen schädliche Concentrationen meiden, andere aber in diese (auch in Giftlösungen) hineinsteuern, obgleich sie darin den Tod finden (II, § 149). Da die kleinen locomotorischen Organismen auf grössere Entfernungen hauptsächlich passiv verbreitet werden (II, p. 629), im engeren Raume sich aber durch ihre Eigenbewegung allseitig ausbreiten, so wird schon durch die Phobotaxis eine weitgehende Ansammlung erzielt. Thatsächlich wirken selbst die besten topochemotactischen Reize nur auf kurze Distanzen anlockend bezw. abstossend, während freilich durch die topischen Reizwirkungen des Lichts und der Schwerkraft eine Direction auf grössere Entfernung möglich ist. Für die Lenkung von Organismen nach bestimmten Zielen wird überhaupt die topotactische Reizung im allgemeinen gewisse Vortheile gewähren, und ohne eine

---

1) Vgl. Rothert, l. c. p. 391; Jennings u. Crosby, l. c. p. 36.

2) Siehe hierüber Jennings in den Bd. II, p. 756 Anm. 2 citirten Arbeiten. Dass sich auch dorsiventrale Schwärmer parallelotactisch stellen und bewegen können, ist schon Bd. II, p. 551 betont. Vgl. auch Bd. II, § 134.

3) Rothert, l. c. p. 396. Vgl. z. B. Bd. II, § 145, 149, 154.

4) W. Garrey, The effects of ions upon the aggregation of flagellated Infusoria 1900.

solche Lockung würden z. B. die Samenfäden der Farne etc. nicht mit so grosser Sicherheit bis zu der Eizelle gelangen. Jedoch genügt die phobotactische Reizung vollständig, um z. B. Bacterien an bestimmten Stellen anzusammeln und zurückzuhalten, oder um das Eindringen in ein schädliches Medium zu verhüten.

Auch im Innern der Zellen werden voraussichtlich durch einseitige Reizwirkungen vielfach bestimmte Orientirungen veranlasst. Indess sind auffällige Erfolge eigentlich nur in Bezug auf die phototropische Bewegung der Chloroplasten (II, § 146) und die traumatropische Bewegung des Zellkerns etc. (II, § 153) bekannt. Denn für die einseitige Ansammlung des Protoplasmas, die in Verbindung mit der Auslösung gewisser tropistischer Krümmungsbewegungen beobachtet wurde, ist es noch fraglich, ob eine primäre oder nur eine secundäre Action vorliegt (II, p. 635 Anm.). Bei den verwickelten Wechselwirkungen im Innern des Protoplasten ist es zudem schwierig, zu entscheiden, in wie weit eine Reaction durch die active oder passive Betheiligung eines Organes herbeigeführt wird (II, § 140). Im allgemeinen wird man jedoch, schon mit Rücksicht auf den langsamen Verlauf der internen Bewegungen, annehmen dürfen, dass bei den Orientirungen und Gruppirungen im Inneren des Protoplasmas die Uebergangsreizungen (Schreckbewegungen) zurücktreten.

Ebenso wie die tropistischen Krümmungsbewegungen sind auch die hier besprochenen topischen und phobischen Taxien typische Reizreactionen, bei welchen die Bewegungsthätigkeit durch den äusseren Anstoss so beeinflusst und dirigirt wird, dass der Organismus nach bestimmten Zielen steuert oder an bestimmten Orten festgehalten wird. Im allgemeinen ist dabei die nöthige motorische Thätigkeit auch ohne die tropistische Reizung im Gange, und zumeist wird durch diese die Bewegungsschnelligkeit nicht wesentlich modificirt[1]. Das muss indess nicht in allen Fällen so sein, und vielleicht werden mit der Zeit sogar zahlreichere Beispiele dafür bekannt werden, dass die Bewegungsthätigkeit erst durch die tropistischen Reizbedingungen erweckt wird. Letzteres, oder auch nur eine Beschleunigung der motorischen Thätigkeit, wird z. B. dann erzielt, wenn zu den Organismen, die durch den totalen oder partiellen Mangel des Sauerstoffs (oder eines Nährstoffs) immobilisirt oder theilweise gelähmt sind, der zugleich als Tropisticum wirkende Sauerstoff (oder Nährstoff) einseitig zugeführt wird[2]. Andererseits kann unter Umständen schon durch die Steigerung der Reizintensität eine Retardirung der Bewegungsschnelligkeit bewirkt werden. Analogen Verhältnissen sind wir übrigens bereits bei der Besprechung der tropistischen Krümmungsbewegungen begegnet, die theilweise ohne, theilweise mit Verzögerung oder Beschleunigung der normalen Wachs-

---

1) Nach Nägeli (Beiträge z. wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 102) und Strasburger (Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 27) tritt z. B bei der phototactischen Reizung der Algenschwärmer, nach Pfeffer (Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 375) bei der chemotactischen Reizung der Samenfäden der Farne keine Beschleunigung der Bewegung ein.

2) Siehe z. B. Pfeffer, l. c. p. 463 u. ebenda 1888, Bd. 2, p. 631. Ferner wird z. B. bei dem phobotactischen Bacterium photometricum die Bewegungsthätigkeit erst durch den Lichtreiz erweckt (Bd. II, p. 751).

thumsthätigkeit, bei den Grasknoten aber mit Hilfe derjenigen Wachsthumsthätigkeit ausgeführt werden, die erst durch die geotropische Reizung erweckt wird (II, § 128).

Eine solche physiologische Reizbewegung liegt indess nicht vor, wenn die ganze Action ohne eine directe Betheiligung der vitalen Thätigkeit, also, etwa wie bei einem Oeltropfen, dadurch zu Stande kommt, dass durch den einseitigen Angriff eines geeigneten Stoffes, in rein physikalischer Weise, die motorische Energie und die Bedingungen für eine bestimmte Richtung der Bewegung geschaffen werden (vgl. II, p. 756). Mag eine derartige tropistische Bewegung (Argotaxis) in gewissen Fällen vorkommen, so dürften doch die tropistischen Reactionen der Myxomycetenplasmodien und anderer amöboider Organismen physiologische Reizbewegungen sein [1]). Denn factisch handelt es sich bei diesen Richtungsbewegungen um die directive Lenkung einer physiologischen Gestaltungs- und Bewegungsthätigkeit, die sich auch in einem homogenen Medium abspielt, und deren mechanische Ausführung zudem wohl nicht allein durch die selbstthätige (anomogene) Modification der Oberflächenspannung vollbracht wird (II, § 137). Sofern aber der Perceptionsprocess mit einer Modification der Oberflächenspannung verknüpft ist, sofern diese also nur als auslösendes Bindeglied in Betracht kommt, liegt unter allen Umständen ein physiologischer Reizprocess vor, gleichviel ob die motorische Energie (unter Vermittelung der physiologischen Thätigkeit) durch Oberflächenspannung oder durch andere Mittel gewonnen wird (II, p. 635, 717). Desshalb können die tropistischen Bewegungen der Schwärmsporen ebensowenig die directen Folgen einer Modification der Oberflächenspannung durch das äussere Agens sein, wie die tropistischen Krümmungsbewegungen einer Pflanze oder die durch den einseitigen Licht- oder Geruchreiz dirigirten Locomotionen eines Menschen.

Durch die allgemeinen Erörterungen in Bd. II, § 120—127 ist zugleich unsere derzeitige Einsicht in die topotactischen Reizprocesse gekennzeichnet. Ebenso ist schon (II, p. 367) hervorgehoben, dass und warum bei einem einzelligen Organismus eine functionelle Arbeitstheilung bestehen kann und besteht. Diese ist unter anderm bei Schwärmzellen schon in der Vermittelung der locomotorischen Bewegung durch die Cilien ausgesprochen, die wahrscheinlich in vielen Fällen auch den tropistischen Reiz zu percipiren vermögen. Augenscheinlich ist dieses der Fall bei der galvanotactischen Reizung (II, § 154) und ferner bei der (transitorischen) Contactreizung der Wimpern von Chlamydomonas (II, p. 753), die schon reagiren, wenn nur die Spitze der Cilie an einen festen Körper stösst [2]). Dagegen ist es in Bezug auf die chemotactischen und anderen tactischen Reactionen noch nicht ermittelt, ob die Cilien perceptionsthätig sind. In der That scheint bei Euglena der phototactische Reiz weder in der Cilie noch in dem Augenfleck, sondern in dem hyalinen Vorderende percipirt zu werden (II, § 145).

---

1) Vgl. Bd. II, § 137. — Verworn (Bewegung d. lebendigen Substanz 1892. p. 44) und Rhumbler (Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte 1899, Bd. 8, p. 584) lassen die tropistischen Bewegungen der Amöben einfach durch die Aenderung der Oberflächenspannung zu Stande kommen.

2) Analog dürften sich auch die thigmotropisch reizbaren Cilien gewisser Infusorien verhalten.

Unter solchen Umständen muss natürlich die Thätigkeit der Cilien von dem reizaufnehmenden Körpertheil aus so dirigirt werden, dass die tropistische Wendung und Richtung des Körpers zu Stande kommt. Uebrigens wurde bereits (II, p. 702) hervorgehoben, dass eine wechselseitige Reizverkettung nothwendig ist, um das harmonische Zusammenwirken der Wimpern in einer Volvoxcolonie etc. zu erzielen. Auch ist es selbstverständlich, dass die aus lebendiger Substanz gebildeten Cilien ebensogut zur Reizleitung geeignet sind, wie z B. die Plasmaverbindungen. Ferner beweist die Erfahrung, wonach in einer Cilie von Chlamydomonas sofort die Reizreaction eintritt, wenn nur das Wimperende berührt wird, dass der Reiz schnell fortgepflanzt wird[1]). Da nachweislich gewisse locomotorische Bewegungen nicht direct vom Zellkern abhängig sind[2]), so werden wohl auch verschiedene tactische Reizreactionen ohne die Vermittelung des Kerns zu Stande kommen, wie dieses in Bezug auf die galvanotactischen Bewegungen nachgewiesen ist (II, § 154).

Die phobotactische Reizung, die ebenfalls auf einer Unterschiedsempfindung beruht, wurde bereits (II, p. 754) charakterisirt. Auch ist schon angedeutet worden (II, p. 757), dass, wenn vielfach eine Schreckbewegung durch eine genügend schnelle allseitige (diffuse) Schwankung des Reizmittels ausgelöst wird, es nicht ausgeschlossen ist, dass in anderen Fällen die plötzliche Herstellung einer Intensitätsdifferenz des Reizmittels an der Spitze und der Basis (oder an zwei Flanken) des Organismus als phobischer Reiz empfunden wird.

Alles was ausserdem in Bd. II, § 120—127 in Bezug auf Reizbedingungen, Reizschwelle, Reizintensität, Inductionszeit, Nachwirkung, Stimmungswechsel etc. gesagt ist, gilt im Princip auch für die tactischen Reizvorgänge, die ohnehin, so weit es nöthig erschien, bei den allgemeinen Erörterungen berücksichtigt wurden. So wurde unter anderm darauf hingewiesen, dass bei den flinken und schnell reagirenden Schwärmern die Inductionszeit und die Nachwirkung sehr kurz ausfallen. Ausserdem wurde in den allgemeinen Bemerkungen über die Bedeutung der Aussenfactoren in Bd. II, § 141 nochmals deren Bedeutung für die tactischen Reizprocesse hervorgehoben. Auch werden wir fernerhin specielle Belege z. B. dafür kennen lernen, dass die tactische Sensibilität ohne die Aufhebung der Locomotion sistirt werden kann und umgekehrt. Da ferner eine jede Sensibilität mit Zunahme des Reizanstosses (durch diese Inanspruchnahme) abgestumpft und modificirt wird, so ist einleuchtend, dass die in Bd. II. § 124 dargelegten Beziehungen nicht nur für die topotactischen, sondern auch für die phobotactischen Reactionen gelten. Dass unter Umständen bei genügender Steigerung des Aussenreizes an Stelle der positiven eine negative Topotaxis oder Phobotaxis tritt, ist in diesem Paragraphen (II, p. 757) erwähnt. In Bd. II, p. 625 ist aber bereits zahlenmässig gezeigt, dass, in gewissen Reizgrenzen, die durch das Weber'sche Gesetz ausgedrückten Beziehungen auch für die Abstumpfung der Sensibilität bei den phobotactischen Bacterien gefunden werden (vgl. auch II, § 151).

1) Ueber Reizleitungen siehe Bd. II, § 53, 95, p. 607. Ueber die Fortleitung der Plasmaströmung Bd. II, § 153.

2) Vgl. hierüber Bd. I, § 9; Bd. II, p. 367, 705. Ueber die Autonomie der pulsirenden Vacuolen Bd. II, p. 736.

Beachtenswerth ist, dass die Schwärmzellen (auch die radiär gebauten) phototactisch, geotactisch, chemotactisch etc. reagiren, obgleich sie sich, infolge der Drehung um ihre Körperachse (II, p. 701), gegenüber dem einseitigen Angriff von Licht, Schwerkraft etc. in einer analogen Lage befinden, wie eine festgewurzelte Pflanze, die auf dem Klinostaten gleichmässig um die eigene Achse gedreht wird (II, § 111)[1]. Es muss demgemäss in den verticibasalen Schwärmern, wie es auch für die bestimmte polare Orientirung nothwendig ist, die tropistische Gleichgewichtslage nur bestehen, wenn die Spitze (bezw. die Basis) gegen das Tropisticum gewandt ist, wenn also die beiden Pole in verschiedener Weise dem Angriff der Lichtstrahlen etc. ausgesetzt sind. Denn dann wird sich z. B. eine (positiv oder negativ phototactische) Schwärmzelle (wie es auch der Fall ist) parallel zur Richtung der Lichtstrahlen orientiren, wenn diese senkrecht gegen den unter Drehung sich fortbewegenden Organismus gerichtet sind. Nähere Untersuchungen über diese und die hiermit verknüpften Fragen liegen nicht vor. So muss es dahin gestellt bleiben, ob ein Orientirungsreiz stets dann ausgelöst wird, wenn zwei symmetrische Punkte der opponirten Flanken in ungleicher Weise dem Angriff eines Tropisticums ausgesetzt sind, während die eben angedeuteten polaren Reizbedingungen nicht bestehen. Eine bestimmte Entscheidung in diesen Fragen kann aber z. B. nicht schlechthin daraus entnommen werden, dass, wie es scheint, bei Euglena die Beleuchtung des hyalinen Vorderendes zur Auslösung des phototactischen Reizes genügt.

In noch ansehnlicherem Grade als bei den höheren Organismen, scheinen bei den niederen individuelle Differenzen der Reactionsfähigkeit vorzukommen. In der That lassen die vorliegenden Erfahrungen, trotz des Mangels einer kritischen Untersuchung, erkennen, dass die tropistische Sensibilität derselben Art von Bacterien, Flagellaten etc. je nach den vorausgegangenen Culturbedingungen graduell verschieden ausfällt. So ist es zu verstehen, dass man bei derselben Art, in der Natur und in künstlichen Culturen, zuweilen eine sehr ansehnliche, zuweilen eine geringe oder verschwindende Reactionsfähigkeit gegenüber einem bestimmten Tropisticum findet[2]. Ja es muss nach anderweitigen Erfahrungen möglich erscheinen, dass Rassen gezüchtet werden können, bei welchen eine zuvor vorhandene, bestimmte tropistische Sensibilität theilweise oder gänzlich verloren gegangen ist[3].

§ 143. Thermische Einflüsse.

Diffuse Einwirkungen.

Die hier behandelten Bewegungen sind in analoger Weise von der Temperatur abhängig wie die Zuwachs- und Krümmungsbewegungen (II, § 22, 105).

---

1) Ueber die tropistischen Reizbedingungen vgl. Bd. II, § 125—127.

2) Rothert, Flora 1901, p. 417. Ueber die Aenderung anderer Eigenschaften durch die Culturbedingungen siehe z. B. Bd. II, § 56, 57.

3) Ueber die Entstehung von bewegungslosen bezw. bewegungsthätigen Rassen vgl. Bd. II, p. 243.

Es wurde auch bereits (II, p. 750) angedeutet, dass und warum das Temperaturminimum und Temperaturmaximum der Locomotion und der Plasmaströmung wenigstens annähernd durch die Erfahrungen gekennzeichnet werden, die für denselben Organismus in Bezug auf Wachsthum und Gedeihen vorliegen. Jedoch kann nur durch nähere Studien entschieden werden, ob, wie es denkbar ist, gewisse Pflanzen noch in einer Temperatur wachsen, in denen die Locomotion oder die Plasmaströmung nicht zu Stande kommen. Beide Bewegungen können aber (analog wie das Wachsthum) eine gewisse Zeit in einer supramaximalen oder inframinimalen Temperatur fortdauern, in welcher der Organismus endlich zu Grunde geht (II, p. 280). So beobachtete Zopf[1]) bei Bacterium vernicosum, dessen Wachsthumsmaximum 45—46 C. ist, Bewegung noch bei 50—52 C. Ferner fanden verschiedene Forscher (Klemm u. a.), dass die Plasmaströmung in einer supramaximalen, bezw. einer inframinimalen Temperatur erst nach einiger Zeit aufhört. Aus diesen und anderen Gründen ist, ebenso wie für das Wachsthum, eine genaue Bestimmung der Grenzwerthe schwierig (vgl. II, p. 79, 280), die sich zudem mit der jeweiligen Stimmung des Organismus ändern können. So ist es z. B. zu verstehen, dass nach Josing[2]) die Plasmaströmung in den Blattzellen von Vallisneria bei dem Uebertragen in 45 C. normalerweise in 2 Min., dagegen in $^1/_4$ Proc. Aether enthaltendem Wasser erst nach 20 Min. still steht.

Wenn es auch leicht zu sehen ist, dass die Bewegungsschnelligkeit mit der Erhöhung der Temperatur bis zu einem optimalen Grade zunimmt, um bei weiterer Steigerung wieder abzunehmen, so sind doch der nähere Verlauf dieser Curve und die Lage des Optimums für locomotorische Bewegungen noch nicht genauer ermittelt. Nach den vorliegenden Untersuchungen scheint aber bei derselben Pflanze das Optimum für die Plasmaströmung höher zu liegen, als das Optimum für das Wachsthum. Ob dieses allgemein zutrifft, müssen kritische Untersuchungen entscheiden. Durch diese wird z. B. auch zu ermitteln sein, ob etwa das Optimum für die Plasmaströmung desshalb höher zu liegen kommt, weil die inneren Widerstände mit der Steigerung der Temperatur abnehmen (vgl. II, p. 727).

In Bezug auf die Plasmaströmung wurden z. B. von Velten[3]) folgende Werthe für Minimum, Optimum und Maximum beobachtet: bei Chara foetida 0, 38,1, 42,8 C.; bei den Blattzellen von Vallisneria spiralis 0—1, 38,7, 45 C.; bei den Blattzellen von Elodea canadensis 0, 36,2, 38,7 C. Da sich auch aus den Untersuchungen von M. Schultze[4]), Sachs[5]), Hofmeister[6]), Wigand[7]), Klemm[8]),

---

1) Zopf, Beitr. z. Physiol. u. Morphol. niederer Organismen 1892, I, p. 66.

2) E. Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 217.

3) Velten, Flora 1876, p. 177. Während der Beobachtung befanden sich die Objecte in Wasser, dessen Temperatur geändert wurde. — Ueber die Versuchsmethoden vgl. Bd. II, p. 95. — Ueber den näheren Verlauf der Curve vgl. K. L. Schaefer, Flora 1898, p. 135. [Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants 1903, p. 59.]

4) M. Schultze, Das Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 48.

5) Sachs, Flora 1864, p. 65.

6) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 47, 53.

7) A. Wigand, Botanische Hefte 1885, 1, p. 216.

8) P. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 635. — Einige Beobachtungen

Josing (l. c.) mehr oder minder deutlich ein Optimum ergiebt, so müssen wohl besondere Umstände bewirkt haben, dass in den Experimenten Nägeli's[1]) mit Nitella syncarpa die Bewegungsschnelligkeit dauernd bis 37 C. zunahm und dann plötzlich Stillstand eintrat. Dass die Bewegung noch eine gewisse Zeit bei —1 bis —2 C. anhält, wurde von Dutrochet[2]) und Cohn[3]) bei Characeen, von Klemm (l. c. p. 641) ausserdem bei den Wurzelhaaren von Trianea beobachtet. Dieser Forscher fand ferner (l. c. p. 636), dass die Plasmaströmung in den Haaren von Momordica elaterium einige Zeit bei 48 C. fortdauert, wenn die Temperatur langsam gesteigert wird, während bei plötzlicher Erhöhung auf 45 C. Stillstand und endlich der Tod eintraten.

Wahrscheinlich sind die Schwärmzellen derjenigen Algen, die bei Spitzbergen in dem auf 0 bis —1,8 C. abgekühlten Wasser gedeihen (II, p. 88), auch bei dieser Temperatur beweglich. Ferner wurden die Schwärmer von Vaucheria[4]) clavata, Ulothrix zonata[5]), Haematococcus lacustris[6]) in Wasser von 0° bewegungsthätig gefunden, während die Schwärmer von Botrydium granulatum[7]) bei + 6 C. starr waren. Das Optimum für die Schwärmer von Haematococcus lacustris liegt nach Strasburger (l. c.) zwischen 30—40 C., das Maximum um 50 C. Offenbar werden sich aber die schwärmthätigen Thermobacterien noch bei mehr als 70 C., gewisse Oscillarieen und Diatomeen bei mehr als 50 C. bewegen (vgl. I, p. 87). Einige Angaben über Oscillarieen sind z. B. bei Meyen (Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 565), über Samenfäden bei Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 33) und Voegler (Bot. Ztg. 1891, p. 675) zu finden.

Durch einen Temperatursprung wird einmal in gewissen strömungslosen Zellen eine transitorische Plasmaströmung erweckt[8]), und ausserdem in den strömungsthätigen Zellen zuweilen eine geringe, zuweilen aber eine erhebliche Störung hervorgerufen, die sich in einer transitorischen Hemmung oder Beschleunigung oder in einer Succession beider kund giebt[9]). Diese Störung pflegt besonders ansehnlich zu werden, wenn plötzlich eine supraoptimale Temperatur hergestellt wird, denn dann wird nach Klemm öfters eine unregelmässige und fieberhafte Strömungsthätigkeit veranlasst. Alle diese Störungen

---

an Plasmodien von Myxomyceten bei Kühne, Unters. ü. d. Protoplasma 1864, p. 47, 53.

1) Nägeli, Beiträge z. wissensch. Bot. 1860, Heft 2, p. 77.

2) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 24. Nach Dutrochet beobachtete schon Corti, dass die Schnelligkeit der Plasmaströmung mit Erhöhung der Temperatur zunimmt.

3) Cohn, Bot. Ztg. 1871, p. 723. — Vgl. auch Molisch, Unters. ü. d. Erfrieren d. Pflanzen 1897, p. 25.

4) Unger, Die Pflanze im Momente d. Thierwerdung 1843, p. 57.

5) Dodel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876, Bd. 10, p. 484.

6) Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 62.

7) Strasburger, l. c.

8) P. Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Botanik 1892, Bd. 24, p. 210. Vgl. dieses Buch, Bd. II, p. 752.

9) Lit.: Dutrochet, l. c. p. 27; Hofmeister, l. c. p. 53; Kühne, l. c. p. 102; de Vries, Matériaux p. l. connaissance de l'influence d. l. température s. l. plantes 1870, p. 8 (Separat. a. Archiv. Néerlandaises Bd. 5); Klemm, l. c. p. 640; G. Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung bei d. Characeen 1898, p. 45. — Wenn Velten (l. c. p. 213) keine Störung fand, so wird das wohl durch die Art der Versuchsanstellung und die Eigenheiten des Versuchsobjects bedingt gewesen sein.

werden aber nach Josing (l. c. p. 220) durch eine schwache Aetherisirung verringert. Uebrigens pflegt das Protoplasma in den meisten Fällen ziemlich bald den den veränderten (constanten) Temperaturverhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustand anzunehmen. In diesem wird, wenn die Plasmaströmung in einer Internodiumzelle von Chara durch locale Abkühlung gehemmt wird, dauernd eine locale Plasmaanhäufung erhalten[1].

Während das Protoplasma bei der allmählichen oder plötzlichen Herstellung einer nahezu maximalen oder einer supramaximalen Temperatur gewöhnlich nur eine geringe Deformation erfährt, fällt diese sehr ansehnlich aus, wenn nach kurzem Aufenthalt bei einer sub- oder supramaximalen Temperatur wieder abgekühlt wird. Ebenso werden nach Klemm (l. c.) nicht durch die Abkühlung unter den Gefrierpunkt, sondern durch die Wiedererwärmung die lebhaften Deformationen hervorgerufen, die, analog wie nach einer transitorischen Erwärmung, in Vacuolisirung, Abreissen von Plasmaballen, fieberhafter und unregelmässiger Strömungsthätigkeit etc. bestehen[2]. Alle diese Reactionen treten aber nur in den nicht getödteten Zellen ein, in denen allmählich wiederum der normale Zustand hergestellt wird. In diesem Falle hat also der Uebergang zu den Temperaturextremen eine andere Wirkung, als der umgekehrte Temperaturwechsel (II, p. 753). Ob ein analoger Reactionsunterschied auch dann zur Geltung kommt, wenn die Temperatur nicht bis zu dem Maximum oder Minimum gesteigert wird, lässt sich aus den bisherigen Untersuchungen nicht mit Sicherheit ersehen.

In analoger Weise wie die Dermatoplasten reagiren auch die Plasmodien der Myxomyceten[3], die schon bei mässigen Temperatursprüngen ein gewisses Abrundungsstreben zeigen (II, § 137). Der Einfluss von plötzlichen Temperaturschwankungen auf vegetabilische Schwärmzellen ist noch nicht näher untersucht: jedoch ist nicht zu bezweifeln, dass es unter diesen auch solche giebt, bei denen, wie bei gewissen Infusorien, durch den Temperatursprung eine Schreckbewegung ausgelöst wird. Auch wird bei manchen pflanzlichen Schwärmzellen durch eine supraoptimale oder maximale Temperatur das früher (II, p. 752) erwähnte, fieberhafte Umherschiessen veranlasst.

Einige Angaben über den Einfluss der Temperatur auf die pulsirenden Vacuolen, sowie auf die Kerntheilung u. s. w. finden sich in der in Bd. II, § 139 und 140 citirten Literatur. Vgl. auch Matruchot et Molliard, Revue générale d. Botanique 1903, Bd. 15, 193.

Thermotaxis (vgl. Bd. II, § 114).

Da sich Paramaecium und verschiedene andere Infusorien ausgezeichnet thermotactisch verhalten, und zwar bis zu einer gewissen Temperatur positiv, bei

---

1) Hörmann, l. c. p. 46.

2) M. Schultze, l. c. p. 48; Kühne, l. c. p. 64, 87, 101; Sachs, l. c. p. 39, 66 nehmen an, dass die Deformationen durch den Uebergang in die hohe bezw. niedere Temperatur zu Stande kommen. Klemm (l. c.) fand dann, dass die Deformationen erst bei dem Rückgang in die normale Temperatur vor sich gehen. Vgl. auch Bd. II, p. 317.

3) Kühne, l. c. p. 87.

höherer Temperatur aber negativ thermotactisch reagiren[1]), so wird wohl auch manchen freischwimmenden vegetabilischen Organismen ein analoges Reactionsvermögen zukommen. Thatsächlich wird von de Wildeman[2]) positive Thermotaxis für Euglena angegeben, die sowohl bei den in Wasser, als auch bei den in nassem Sand befindlichen Organismen beobachtet wurde. Ausserdem wird von Schenk[3]) den Bacterien, freilich auf Grund von unzulänglichen Versuchen, Thermotaxis zugeschrieben.

Ferner wurde von Stahl[4]) erwiesen, dass sich das Plasmodium von Aethalium septicum nach der wärmeren Seite hin bewegt, wenn es sich auf einem nassen Papierstreifen befindet, der auf der einen Seite in Wasser von 30 C., auf der anderen Seite in Wasser von 7 C. eintaucht. An Stelle dieser positiven tritt aber nach Wortmann[5]) eine negative thermotactische Bewegung, wenn die Temperatur auf der einen Seite 36 C. überschreitet.

Ein derartiges Reactionsvermögen erscheint bei den Plasmodien und bei anderen Objecten, die auf einem festen Substrat kriechen, ganz vortheilhaft, um den Organismus in eine zusagende Temperatur zu führen. Die kleinen, freischwimmenden Organismen dürften indess von der durch die Temperaturdifferenz erzeugten Wasserströmung sehr leicht derart mitgerissen werden, dass die thermotactischen Bestrebungen überwunden werden. Immerhin mag durch die Thermotaxis bei kräftigeren Schwimmern, sowie dann eine bestimmte Orientirung erzielt werden, wenn die oberen Wasserschichten wärmer sind und auf diese Weise eine lebhafte Wasserbewegung vermieden ist.

Die näheren Untersuchungen werden auch zu entscheiden haben, in wie weit eine topische oder phobische Thermotaxis vorliegt. Jedoch kann die thermotactische Reaction der sich langsam bewegenden Plasmodien nicht auf der Auslösung einer typischen Schreckbewegung beruhen.

§ 144. Diffuse Lichtwirkungen.

Bei den zahlreichen Organismen und Organen, die sich im Dunkeln entwickeln können[6]), kommen die Locomotion und die Plasmaströmung in der Regel sowohl mit als ohne Zuthun des Lichts zu Stande. Andererseits pflegen bei denjenigen Organismen und Organen, die zur normalen Entwickelung des Lichts bedürfen, die genannten Bewegungsthätigkeiten nach dem Einbringen in das Dunkle lange und zuweilen bis an das Lebensende fortzudauern. Letzteres gilt

1) M. Mendelssohn, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1895, Bd. 60, p. 1; Zeitschrift f. allgemeine Physiologie 1902, Bd. 2, Referate p. 38.

2) E. de Wildeman, Botanisch. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 176.

3) S. L. Schenk, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Bd. 14, p. 37. — Ausserdem beobachtete Beyerinck (ebenda 1894, Bd. 15, p. 799), dass sich Bact. Zopfii auf Gelatine nach der Wärmequelle hin ausbreitet, weil an der wärmeren Seite stärkeres Wachsen und Vermehren stattfindet. (H. Zikes, Centralbl. f. Bacteriol. 1903, II. Abth., Bd. XI, p. 59.)

4) Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 174. Siehe auch Clifford, Annals of Botany 1897, Bd. 14, p. 179.

5) Wortmann, Bericht d. Botan. Gesellsch. 1885, p. 117. — Eine negativ thermotactische Reaction wurde von Verworn (Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 63) bei Amöba beobachtet.

6) Vgl. Bd. II, § 23.

besonders für die Plasmaströmung, die sich in der Regel auch bei den im Dunkeln entwickelten, etiolirten Pflanzentheilen ausbildet[1]). Jedoch sind z. B. auch die im Dunkeln entwickelten Schwärmzellen von Vaucheria[2]) und anderen chlorophyllführenden Organismen bewegungsthätig, und vielfach wird durch die Entziehung des Lichts die grosse Periode, also auch die Schwärmzeit, derjenigen Schwärmzellen verlängert, durch welche die vegetative Vermehrung vermittelt wird. So fand Strasburger[3]) im Dunkeln die Schwärmzellen von Ulothrix zonata noch nach 3 Tagen, die von Haematococcus lacustris noch nach 2 Wochen in Bewegung, während besonders die letzteren bei günstiger Beleuchtung in wenigen Minuten zur Ruhe kamen. Eine solche Verlängerung der Entwicklungsperiode im Dunkeln, eine Hemmung, die nicht bei allen grünen Schwärmern so auffällig ausfällt, ist übrigens ganz zweckentsprechend, da auf diese Weise die Wahrscheinlichkeit steigt, dass sich die Schwärmzelle an einem Orte festsetzt, der für die sich entwickelnde Alge günstige Beleuchtungsverhältnisse bietet.

Bei diesen zu Vermehrungszwecken dienenden Schwärmern, sowie auch bei Volvocineen etc. (vgl. II, § 134) scheint die Bewegungsschnelligkeit durch die Lichtentziehung zunächst nicht wesentlich verändert zu werden[4]). Bei solchen Organismen aber, die ohne Licht nicht auf die Dauer leben können, ist es begreiflich, dass im Dunkeln allmählich eine Verlangsamung der Bewegungen eintritt, wie das unter anderm bei Oscillarieen[5]) und Volvocineen[6]) beobachtet wurde.

Mit der Zeit dürften indess noch weitere Beispiele dafür bekannt werden, dass die Bewegungsthätigkeit durch die Verdunkelung (oder umgekehrt durch die Beleuchtung) wesentlich beeinflusst oder zum Stillstand gebracht wird. Thatsächlich wird nach Engelmann[7]) die locomotorische Thätigkeit

1) Vgl. z. B. Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 30; Nägeli, Beitr. z. wissensch. Bot. 1860, Heft 2, p. 78; Sachs, Botan. Zeitung Beilage 1863, p. 3; Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 210; Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 198, 210.

2) Siehe z. B. Klebs, Die Bedingungen d. Fortpflanzung u. s. w. 1896, p. 19. Vgl. auch Walz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 132. — Ueber den Einfluss des Lichts auf die Entstehung der Schwärmer vgl. auch Bd. II, p. 103, 249.

3) Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 53, 27. — Manche dieser Schwärmzellen gehen im Dunkeln zu Grunde, ohne sich festzusetzen und auszukeimen.

4) Nägeli, l. c. p. 102; Strasburger, l. c. p. 27. — Ueber Plasmaströmung vgl. auch Hauptfleisch, l. c.; Josing, l. c. p. 198. — Wir haben hier und im folgenden nicht die Wirkungen von transitorischen Reizungen im Auge. — Das Gesagte gilt auch für solche Plasmaströmungen, die lange anhalten, nachdem sie durch Verletzen erweckt sind.

5) Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 31; Hansgirg, Botan. Centralbl. 1882, Bd. 12, p. 361.

6) Oltmanns, Flora 1892, p. 196.

7) Engelmann, Bot. Ztg. 1888, p. 663; Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882. Bd. 30, p. 103. — Winogradsky, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Bacter. 1888, p. 90, beobachtete an seinem Materiale zum Theil auch Fortdauer der Bewegung im Dunkeln sowie andere Abweichungen. Vgl. auch Bd. II, p. 751 über Trennung von Entwickelung und Bewegungsthätigkeit. — Ueber Dunkelstarre siehe Bd. II, p. 531. — Nach N. Sorokin.

verschiedener Purpurbacterien erst durch die Beleuchtung erweckt, obgleich sich diese Organismen auch im Dunkeln entwickeln. Durch die Verdunkelung werden somit diese Organismen wieder zur Ruhe gebracht. Da dieselben aber nach Engelmann nach längerer Zeit auch in constantem Licht die locomotorische Thätigkeit einstellen, so scheint durch die Beleuchtung nur eine vorübergehende Bewegungsthätigkeit ausgelöst zu werden. Wenn in diesem Falle die Versuchsresultate nicht immer übereinstimmend ausfielen, so mag dieses theilweise durch die Verwendung verschiedener Arten, theilweise durch die Modification der Reactionsfähigkeit (vgl. II, p. 763) verursacht worden sein. Ein schönes Beispiel für die Veränderung der Stimmung durch die Aussenbedingungen liefern die Versuche Josing's[1]), nach denen durch die Einwirkung von Aether, sowie auch durch die Entziehung der Kohlensäure, bewirkt wird, dass die Plasmaströmung im Dunkeln sistirt, im Licht wieder erweckt wird, während die Strömung unter normalen Verhältnissen im Dunkeln ungefähr ebenso schnell ist wie am Licht.

Befanden sich z. B. die Blattzellen von Vallisneria spiralis in Wasser, das $^1/_4$ bezw. 1 Proc. Aether enthielt, so kam nach dem Verdunkeln die Strömung in 31 bezw. 10 Minuten zum Stillstand und wurde durch Wiedererhellen in $^1/_2$ bezw. 5 Minuten von neuem hervorgerufen[2]). In gleichem Sinne, aber weniger schnell, reagiren die Objecte, wenn sie sich im Hängetropfen einer Glaskammer befinden, deren Boden mit Natronlauge bedeckt ist[3]). Dass in diesem Falle der Stimmungswechsel durch die dauernde Entziehung der Kohlensäure bedingt ist, ergiebt sich daraus, dass die Plasmaströmung auch im Dunkeln anhält, wenn durch Zusatz einer anderen, nicht flüchtigen Säure (z. B. $^1/_{10000}$ Phosphorsäure oder $^1/_{20000}$ Citronensäure) dafür gesorgt ist, dass die umgebende Flüssigkeit eine genügend saure Reaction behält. Es handelt sich also um eine generelle Säurewirkung, die auch durch die Kohlensäure ausgeübt wird. Da ferner nach Entziehung der Säure, sowie bei Aetherwirkung chlorophyllfreie und chlorophyllführende Objecte in derselben Weise reagiren, so ist damit erwiesen, dass die Erweckung der Protoplasmaströmung im Licht nicht mit der Assimilation der Kohlensäure und der Production von Sauerstoff zusammenhängt. — Da man ebenso entsprechende Resultate erhält, wenn man den Aether etc. auf die verdunkelten oder auf die erhellten Objecte einwirken lässt, so kann man auch sagen: Mit der Lichtstimmung ändert sich die Reactionsfähigkeit gegen Aether etc.

Bei allen diesen Betrachtungen wurde eine günstige (inframaximale) Beleuchtung vorausgesetzt, die keine tödtliche Wirkung ausübt (II, § 69). Durch eine genügende (specifisch verschiedene) Steigerung der Lichtintensität wird es aber möglich sein, eine Verlängerung der Locomotion oder der Plasmaströmung

---

Botan. Jahresb. 1878, p. 471) kommt auch in dem Plasmodium von Dictydium ambiguum die Strömungsbewegung im Dunkeln zum Stillstand und wird durch Licht wieder erweckt. — Ueber Auslösung der Wachsthumsthätigkeit durch den Lichtreiz siehe Bd. II, p. 105.

1) Josing, l. c. p. 206.

2) Ebenso wirkt Chloroform, während nach Josing (l. c. p. 211) durch Alkohol, Alkaloide etc. ein solcher Stimmungswechsel nicht erzielt wird.

3) Bei den Versuchen mit Aether enthielt das Wasser, welches den Boden der Glaskammer bedeckte, ebensoviel Aether, wie das Wasser des Hängetropfens.

zu bewirken[1]). Da speciell die Plasmodien der Myxomyceten zumeist durch eine mässige Lichtintensität getödtet werden (II, p. 318), so ist es begreiflich, dass bei diesen schon durch eine schwächere Beleuchtung eine merkliche Verminderung der amöboiden Ausgestaltungs- und Bewegungsthätigkeit veranlasst wird[2]). Vermuthlich wird auch bei manchen anderen Organismen durch eine inframaximale Beleuchtung eine gewisse Verzögerung der Bewegungsvorgänge verursacht.

Als Beispiel für eine auffällige Uebergangsreizung durch den Lichtwechsel wurden bereits (II, p. 753) Bacterium photometricum und einige andere Purpurbacterien angeführt, die nach Engelmann[3]) bei plötzlicher Verminderung, dagegen nicht bei plötzlicher Steigerung der Beleuchtung eine ansehnliche Schreckbewegung ausführen. Auch dann, wenn diese Bacterien auf solche Weise häufig in Anspruch genommen werden, tritt keine merkliche Ermüdung ein[4]). Es ergiebt sich dieses schon daraus, dass diese Organismen immer von neuem zurückprallen, wenn sie durch ihre Eigenbewegung in schneller Aufeinanderfolge an die Grenze eines Lichtpunctes geführt werden, in dem sie durch ihre physiologische Reaction gefangen gehalten werden (II, p. 753, 754).

Bei Pelomyxa palustris (einem amöboiden Rhizopod) wird dagegen nach Engelmann[5]) durch die plötzliche Erhellung ein transitorisches Einziehen der Pseudopodien etc. veranlasst. In analoger Weise, jedoch in viel schwächerem Grade, scheinen die Plasmodien der Myxomyceten zu reagiren. Auch bei dem Menschen wird im allgemeinen der plötzliche Uebergang aus dem Dunkeln in sehr helles Licht unangenehmer empfunden, als der umgekehrte Wechsel. Andererseits giebt es niedere animalische Organismen, bei denen eine Schreckbewegung hauptsächlich durch die schnelle Lichtentziehung ausgelöst wird[6]). Das geschieht nach Strasburger[7]) auch im geringen Grade und ganz vorübergehend bei den Schwärmern von Botrydium granulatum, während bei den Schwärmern von Bryopsis plumosa gerade

1) Durch die localisirte Wirkung von intensivem Licht kann demgemäss eine locale Hemmung der Plasmaströmung hervorgerufen werden. Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 334, 367. — Ueber Deformationen bei einseitiger Beleuchtung vgl. Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 647.

2) Baranetzky, Mémoir. d. l. soc. d. sciences naturelles d. Cherbourg 1876. Bd. 19, p. 328, 340; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 21. Vgl. auch Lister, Annals of Botany 1888—89, Bd. 3, p. 13.

3) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 30, p. 103; Botan. Zeitung 1888, p. 666; Winogradsky, Beiträge z. Morphol. u. Physiol. d. Bacterien 1888, p. 95. Nach Winogradsky (Bot. Ztg. 1888, p. 90) ist Bact. photomet. ein kleines Chromatium. Nach Engelmann (1882, l. c. p. 112; 1888, l. c. p. 689) wird eine Schreckbewegung auch durch plötzliche Aenderung der Kohlensäurespannung ausgelöst, aber nicht bei schneller Verdrängung des Sauerstoffs durch einen Wasserstoffstrom.

4) Siehe auch Winogradsky, Beiträge etc. l. c. p. 95.

5) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1878, Bd. 19, p. 8; Blochmann, Biolog. Centralbl. 1894, Bd. 14, p. 85. Vgl. auch II, p. 753.

6) Siehe z. B. J. Loeb, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1897, Bd. 66, p. 459; W. A. Nagel, Bot. Ztg. 1901, Ref. p. 289.

7) Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 25. Vgl. II, p. 759. — Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 410 (Euglena).

durch die Erhellung eine sehr kurz dauernde Unregelmässigkeit der Bewegungsthätigkeit veranlasst wird. Es entspricht nur der specifisch verschiedenen Entwickelung der Sensibilität, dass bei anderen Algenschwärmern (Strasburger l. c.) und vielen anderen Organismen eine merkliche photische Uebergangsreizung nicht eintritt. Vermuthlich giebt es aber auch Pflanzen, bei denen die plötzliche Erhellung in derselben Weise als Uebergangsreiz wirkt, wie die plötzliche Verdunkelung.

Ueber die Wirkung der verschiedenartigen Lichtstrahlen siehe II, § 145. Ueber die plötzliche Lagenänderung gewisser Chloroplasten II, § 146. Ueber die noch problematische Reizplasmolyse II, p. 450.

§ 145. Tropistische Lichtwirkungen.

Wie bei vielen festgewurzelten Organismen (II, § 112), ist auch bei vielen freibeweglichen eine graduell und specifisch verschiedene phototropistische Sensibilität ausgebildet. So reagiren die meisten chlorophyllführenden, jedoch auch einige chlorophyllfreie Schwärmer topophototactisch, ferner viele Oscillarieen und Diatomeen, sowie gewisse Desmidiaceen. Insbesondere wird bei empfindlichen und flinken Schwärmern durch eine einseitige Beleuchtung sofort eine parallelotrope Orientirung der Hauptachse hergestellt und dadurch bewirkt, dass sich die zuvor nach allen Seiten schwärmenden Organismen in der Lichtrichtung fortbewegen (vgl. II, p. 754). Sofern sich also, wie es bei mässiger Lichtintensität üblich ist, das bei der Locomotion vorausgehende Vorderende (vgl. II, p. 701) nach der Lichtquelle wendet, tritt eine positiv phototactische Bewegung und Ansammlung, bei der umgekehrten Orientirung des Schwärmers aber eine negative ein. In beiden Fällen pflegen die Schwärmer ohne eine merkliche Bewegungsbeschleunigung (II, p. 760), in einer mehr oder weniger gradlinigen Bahn, dem Ziele zuzusteuern. Indess tritt die tropistische Körperwendung auch ein, wenn dem Schwärmer die Ausführung der angestrebten Fortbewegung durch das Anstossen an eine Glasplatte oder durch das Festhaften des Hinterendes unmöglich gemacht ist. Auch im letzteren Falle vermochte Stahl[1]) die positiv phototrope Orientirung von Euglena durch Steigerung der Lichtintensität in eine negativ phototrope Lage überzuführen.

Ferner wird bei Oscillarieen und Diatomeen durch einseitige Beleuchtung eine (topische) parallelophototrope Orientirung der Längsachse und hierdurch eine positiv oder negativ phototactische Bewegung veranlasst. Analog verhalten sich verschiedene Desmidiaceen, die zum Theil bei einer bestimmten Lichtintensität plagiophototrop reagiren.

Durch die schon besprochene Schreckbewegung kommt aber eine sehr ansehnliche Ansammlung von Bacterium photometricum in einem Lichtpunkt zu Stande, der mittelst eines Objectivs oder auf andere Weise auf einem Objectträger entworfen ist (vgl. p. 753, 754). Da Engelmann[2]) bei einseitiger Beleuchtung eine Ansammlung seines Bacterium photometricum nicht sicher beobachten konnte,

1) Stahl, Botan. Zeitung 1880, p. 410.
2) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1882, Bd. 30, p. 121.

so muss bei diesem Organismus der allmähliche Lichtabfall nicht als ein zureichender phobophototactischer Reiz wirken. Es muss auch dahingestellt bleiben, ob die phototactische Ansammlung, die Winogradsky[1]) bei seinem Chromatium, sowie die negativ phototactische Reaction, die dieser Forscher[2]) bei Beggiatoa beobachtete, durch eine phobische oder topische Reizwirkung oder auf andere Weise verursacht wurden.

Offenbar wird aber die negativ phototactische Bewegung des Plasmodiums der Myxomyceten nicht durch eine Uebergangsreizung, jedoch vielleicht einfach dadurch verursacht, dass die Ausgestaltung und damit die Fortbewegung an der stärker beleuchteten Seite relativ gehemmt wird (vgl. II, p. 758, § 136). Ob solche phototropischen Bewegungen und Ansammlungen im Innern von hautumkleideten Zellen vorkommen, ist bis dahin nicht sichergestellt[3]). Jedoch sind die Orientirung der Chlorophyllplatten von Mesocarpus, sowie der Chlorophyllkörper von anderen Pflanzen Beispiele für phototropische Reactionen im Inneren eines Dermatoplasten (II, p. 760, § 146).

In vielen Fällen tritt bei genügender Steigerung der Lichtintensität an Stelle der positiven eine negative phototactische Reaction, durch die flinke Schwärmzellen fast augenblicklich zum Umwenden und Fliehen veranlasst werden[4]. Wenn Strasburger (l. c. p. 26) bei den Schwärmern von Botrydium granulatum und bei Chilomonas curvata (Flagellate) nur eine Ansammlung am Lichtrand beobachtete, so mögen ihm wohl Individuen vorgelegen haben, die auf besonders hohe Lichtintensität gestimmt waren, da Stahl[5]) die Schwärmer von Botrydium granulatum leicht zu negativ phototactischen Bewegungen veranlassen konnte. Eine solche wird bei den meisten Schwärmern durch mässiges Sonnenlicht, bei manchen aber schon durch eine geringere Lichtintensität ausgelöst. Ferner reagiren die meisten Diatomeen schon bei schwächerer Beleuchtung negativ heliotactisch, und bei den Plasmodien der Myxomyceten ist eine positiv phototactische Reaction nicht sicher gestellt.

Dass durch den Antagonismus der positiv und negativ phototactischen Reaction .eine Ansammlung in gewissem Abstand von der Lichtquelle verursacht wird, ist bereits II, p. 758 besprochen worden. An dieser Stelle ist auch darauf hingewiesen, dass sich die Schwärmer voraussichtlich nur desshalb nicht plagiophototrop orientiren, weil sie in der Gleichgewichtszone hin- und herschiessen und hierdurch immer wieder in eine Region gelangen, in der sie durch den abgeschwächten bezw. verstärkten Lichtreiz zur vollen Umwendung und somit von neuem über die (vermuthliche) photodiatrope Gleichgewichtslage hinausgeführt werden.

1) S. Winogradsky, Beiträge z. Morphol. u. Physiolog. d. Bacterien 1888, Heft 1, p. 94. Auch Engelmann's Bact. photometricum ist ein Chromatium.

2) Winogradsky, Botan. Zeitung 1887, p. 517.

3) Vgl. Bd. II, p. 760. — Ueber den Einfluss einseitiger Beleuchtung auf die Richtung der Zelltheilung bei keimenden Sporen von Equisetum vgl. Bd. II, p. 190.

4) Vgl. hierüber Bd. II, p. 572. — Dass innerhalb gewisser Lichtgrenzen das Weber'sche Gesetz gilt, ist wahrscheinlich, jedoch in Bezug auf die Phototaxis der Schwärmer noch nicht erwiesen, wohl aber für die heliotropische Reaction von Phycomyces. Vgl. Bd. II, § 124.

5) Stahl, Einige Bemerkungen ü. d. richtenden Einfluss d. Lichts auf Schwärmsporen 1879. Sep. a. Verh. d. phys. med. Gesellsch. z. Würzburg N. F. Bd. 14.

Die ungleiche Sensibilität der einzelnen Individuen bringt es aber mit sich, dass die Gleichgewichtszone der Schwärmer derselben Art nicht genau an derselben Stelle liegt. Ausserdem spricht sich ein autogener, periodischer Wechsel der Lichtstimmung darin aus, dass Schwärmzellen, trotz der Constanz der Aussenbedingungen, abwechselnd vom positiven zum negativen Rand des Wassertropfens eilen und umgekehrt [1]). Dieser Wechsel geht zum Theil langsam, zum Theil aber so schnell vor sich, dass Strasburger einzelne Schwärmer von Ulothrix zonata sogleich nach der Ankunft am Lichtrand (bezw. am Schattenrand) des Wassertropfens umkehren sah. Nach Stahl [2]) schwankt ferner die phototropische Sensibilität von Closterium moniliferum derart, dass in Intervallen von 6—35 Min. abwechselnd die Spitze der älteren und die der jüngeren Hälfte der Zelle dem Licht zugewandt wird.

Ausserdem ist die Lichtstimmung mit der Entwickelung [3]), sowie mit den Cultur- und Aussenbedingungen, mehr oder weniger weitgehenden Schwankungen unterworfen (vgl. II, p. 763). Ich erwähne hier, dass nach Strasburger [4]) die bei starker Beleuchtung erwachsenen Schwärmer auf höhere Lichtintensität gestimmt sind, d. h. sich positiv phototactisch bei einer einseitigen Beleuchtung verhalten, bei welcher die in schwachem Licht erwachsenen Schwärmer bereits negativ phototactisch reagiren. Ferner spricht sich nach Strasburger [5]) eine Erhöhung der Lichtstimmung darin aus, dass Schwärmer, bei Constanz des phototactischen Reizanstosses, infolge der Erhöhung der Temperatur vom positiven zum negativen Tropfenrand wandern. Hiermit stimmt überein, dass nach Massart [6]) Chromulina Woroniniana gegenüber demselben Lichtanstoss bei 5 C. negativ, bei 20 C. positiv phototactisch reagirt. Eine kritische Untersuchung über die Beeinflussung der Lichtstimmung durch chemische Agentien liegt nicht vor. Nach Strasburger (l. c. p. 66) wird aber durch Sauerstoffmangel die phototactische Lichtstimmung erhöht [7]). Ferner wird nach Elfving [8]) durch Aether bei Chlamydomonas pulvisculus eine Steigerung der Sensibilität (eine Tieferlegung der Reizschwelle) und eine Erhöhung der

---

1) Strasburger, l. c. p. 17, 38. Vgl. über solchen autogenen Wechsel Bd. II, § 80, 121, 122. Die Diatomeen (vgl. II, § 135) sind dagegen ein Beispiel für einen autogenen Wechsel der Bewegungsrichtung.

2) Stahl, Botan. Zeitung 1880, p. 396. Vgl. Bd. II, p. 777.

3) Vgl. z. B. Strasburger, l. c. p. 38; Oltmanns, Flora 1892, p. 187.

4) Strasburger, l. c. p. 39; Oltmanns, l. c. p. 191.

5) Strasburger, l. c. p. 56. — Nach diesem Forscher (l. c. p. 59) wird durch den plötzlichen Temperaturabfall transitorisch eine rückgängige Bewegung veranlasst.

6) J. Massart, Bullet. d. l'Academ. royale d. Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 164. Ueber die gleichzeitige Aenderung der Geotaxis siehe Bd. II, § 147.

7) Nach L. Celakovsky (Ueber d. Einfluss d. Sauerstoffmangels auf die Bewegung einiger aeroben Organismen 1898, p. 28, 11. Separat. a. Bullet. d. l'Academ. d. sciences d. Bohême) reagiren die Algenschwärmer bei Sauerstoffentziehung so lange phototactisch, als die motorische Thätigkeit anhält.

8) Fr. Elfving, Ueber d. Einwirkung von Aether u. Chloroform auf Pflanzen 1886, p. 18 (Sep. a. Öfversigt af Finska Vetensk.-Soc. Förh. Bd. 28). Nach Elfving wirkt Chloroform nicht wie Aether. Dagegen soll durch Chloroform, sowie durch Alkohol, die phototactische Reizbarkeit, ohne Sistirung der Bewegungsthätigkeit, aufgehoben werden. [Rothert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 1. Dieser Forscher erhielt z. Th. andere Resultate als Elfving.]

phototactischen Lichtstimmung verursacht. Durch die Combination dieser und anderer Factoren kann natürlich auf verschiedene Weise veranlasst werden, dass bestimmte Organismen zu gewissen Jahres- oder Tageszeiten an der Oberfläche des Wassers (oder eines festen Substrates) erscheinen oder mehr oder weniger in die Tiefe wandern.

Wie schon früher (II, Kap. XII u. II, p. 762) ausgesprochen wurde, sind wir weder über den Perceptionsprocess, noch über den Perceptionsort unterrichtet. Es muss also dahin gestellt bleiben, ob allgemein eine solche Arbeitstheilung und Localisation besteht, wie bei Euglena, bei der nach Engelmann[1] nur das hyaline Vorderende phototropisch sensibel ist. Denn erst wenn dieses von dem Lichtbildchen getroffen wurde, das Engelmann von dem Hinterende des Organismus oder von der Spitze der Cilie aus über den Körper wandern liess, trat eine Reaction ein. Da sich diese aber schon einstellte, bevor das acropetal vorrückende Lichtbildchen den Augenfleck erreicht hatte, so ist dieser nicht speciell mit der tropistischen Lichtperception betraut. Thatsächlich ist noch in keinem Falle erwiesen, dass, wie es wohl möglich ist, dem Augenflecke eine solche functionelle Bedeutung zukommt. Denn alle derartigen Annahmen[2]) sind nur Vermuthungen, die wohl zum guten Theil darauf basiren, dass bei den Thieren die lichtpercipirenden Organe (Augen) auf niederster Stufe Pigmentflecke sind. Uebrigens reagiren auch viele Schwärmzellen phototactisch, die keinen Augenfleck besitzen.

Ueber die Reizbedingungen ist schon an anderer Stelle gesprochen worden (II, p. 762, § 125). Die allgemeinen Erörterungen über die Frage, ob die Lichtrichtung oder der Lichtabfall als Reiz empfunden werden (II, p. 646), gelten auch für die freibeweglichen Organismen. Diese Frage wird somit aus den früher angeführten Gründen nicht ohne weiteres dadurch entschieden, dass sich die Schwärmer in der Richtung des Lichtabfalls, also nicht in der Lichtrichtung, bewegen, wenn sie sich in einem Wassertropfen befinden, auf den die Lichtstrahlen senkrecht auftreffen, nachdem sie ein mit Tusche gefülltes Prisma passirt haben[3]). Ein derartiges Wandern gegen die Richtung der Strahlen tritt übrigens auch dann ein, wenn ein Strahlenbüschel, in dem die Lichtintensität von dem einen zum anderen Rande (senkrecht gegen die Lichtrichtung) abnimmt, rechtwinklig gegen eine Glasplatte mit Oscillarieen oder Diatomeen gelenkt wird, die sich nur durch Gleiten auf der Unterlage fortbewegen können (vgl. II, p. 758, 776).

Schwärmer. Bestimmte Gruppirungen von Schwärmern, die bereits Colomb (1791) und G. Olivi[4]), sowie fernerhin verschiedene Forscher[5]) beobachteten.

1) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1882, Bd. 29, p. 396.
2) Lit. z. B. bei Klebs, Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1883, Bd. 1, p. 263; Overton, Botanisches Centralblatt 1889, Bd. 39, p. 114; Francé, ebenda 1894, Bd. 57, p. 81; Schütt, Peridineen 1895, p. 98; Zimmermann, Beihefte z. Botan. Centralbl. 1894, Bd. 4, p. 161; Senn, in Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien 1900, I. Th., 1. Abth., p. 102; Kohl, Carotin 1902, p. 15. — Ueber den Bau des Augenflecks vgl. auch Strasburger, Histologische Beiträge 1900, Heft 6, p. 198.
3) Die auf die Schwärmzellen bezügliche Literatur ist II, p. 647 Anm. citirt.
4) Usteri, Annal. d. Botanik 1793, Stück 6, p. 80. Hier ist Colomb citirt.
5) Die übrige Literatur, insbesondere auch die Arbeiten von Nägeli, Cohn,

waren wohl zumeist durch eine phototactische Reaction erzielt. Indess wurde nicht genügend der mechanische Erfolg von Wasserbewegungen beachtet, der jedoch in den Experimenten Stahl's[1]) und Strasburger's (l. c.) berücksichtigt ist. Dass in der That schon die geringe Erwärmung bei einseitiger Beleuchtung Wasserströmungen verursachen kann, die zu einer bestimmten Gruppirung der an sich unbeweglichen Körper ausreichen, hat Sachs[2]) gezeigt, indem er Oeltröpfchen in eine Mischung von Alkohol und Wasser brachte, deren specifisches Gewicht von dem des Oels nur wenig verschieden war. Indess wird nach Strasburger die phototactische Orientirung der Schwärmer, sowohl in einer grösseren Wassermenge, als auch in dem in einer Feuchtkammer befindlichen Wassertropfen, nicht durch die schwachen Wasserströmungen verhindert, welche durch die angewandte, einseitige Beleuchtung hervorgerufen werden. Denn dass die phototactischen Bewegungen entscheidend sind, geht daraus hervor, dass in einem Gemisch von verschiedenen Schwärmzellen die einen positiv, die anderen gleichzeitig negativ reagiren, dass ferner diejenigen Schwärmer, denen ein phototactisches Reactionsvermögen abgeht, sich gleichmässig im Wassertropfen vertheilen, und dass die beigemischten todten Schwärmzellen keine bestimmte Gruppirung annehmen[3]). Dagegen vermögen empfindliche und flinke Schwärmer in einem Wassertropfen schon innerhalb einer oder einiger Minuten die phototactische Gruppirung herzustellen.

Nach den vorliegenden Erfahrungen sind die meisten chlorophyllführenden Schwärmer, so die von Ulothrix zonata, Ulva enteromorpha, Bryopsis plumosa, Scytosiphon lomentarius, ferner Euglena und andere grüne Flagellaten, die einzelligen und coloniebildenden Volvocineen u. s. w., natürlich im ungleichen Grade phototactisch empfindlich[4]). Diese Eigenschaft ist sowohl bei Süsswasser- als Meeresalgen entwickelt, jedoch nicht ausnahmslos, da sie z. B. den chlorophyllhaltigen Schwärmsporen von Vaucheria[5]) abgeht, ebenso nach Strasburger (l. c.) den kleinen, gelblichen, nicht aber den grösseren, grünen Zoosporen von Bryopsis plumosa. Nach Thuret (l. c.) reagiren die Zoosporen von Codium

---

Famintzin sind citirt bei Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 1.

1) Stahl, Bot. Zeitung 1878, p. 715; Verhandlg. d. physik. medic., Gesellsch. z. Würzburg 1879, Bd. 14, p. 7 d. Sep.

2) Sachs, Flora 1876, p. 241. Diese Wasserströmungen werden aber nicht allein durch die localen Temperaturdifferenzen, sondern sogar vorwiegend durch die Verdampfung des Alkohols und die hierdurch bewirkten Modificationen der Oberflächenspannung hervorgerufen. Vgl. Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 118. In reinem Wasser fallen demgemäss, insbesondere bei Hemmung der Verdunstung, die Strömungen viel schwächer aus.

3) Vgl. Strasburger, l. c. p. 6—8.

4) Siehe besonders Strasburger u. Stahl, l. c. Ferner z. B. Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 1; Woronin, Bot. Ztg. 1880, 629 (Chromophyton); Berthold, Fauna u. Flora des Golfs von Neapel 1882, p. 11; Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 443; Overton, Bot. Centralbl. 1889, Bd. 39, p. 68; Oltmanns, Flora 1892, p. 187 (Volvox und Angaben über die ungleiche Empfindlichkeit der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen); Kolkwitz, Botan. Centralbl. 1897, Bd. 70, p. 187 u. die an diesen Stellen citirte Literatur. — Nach Borzi (Botan. Jahresb. 1883, I, p. 26) verlieren die Zoosporen von Enteromorpha compressa mit der Copulation die phototactische Empfindlichkeit. [S. Holmes, Botan. Centralbl. 1903, Bd. 93, p. 18 (Volvox).]

5) Thuret, Annal. d. scienc. naturell. 1850, III. sér., Bd. 14, p. 246; Woronin, Bot. Zeitung 1869, p. 139; Strasburger, l. c. p. 42.

tomentosum und Ectocarpus firmus kaum phototactisch. Jedoch ist auch bei den locomotorischen Organismen die phototropistische Empfindlichkeit nicht unbedingt an den Chlorophyllgehalt gekettet (vgl. II, § 112). So sind die farblosen Schwärmer von Chytridium vorax und Polyphagus euglenae[1]) phototactisch. Offenbar ist es für diese Parasiten nützlich, dass sie sich nach Orten bewegen, an denen die ihnen als Wirthe dienenden Algen leben. Dagegen sind viele andere chlorophyllfreie Schwärmer, z. B. die von Saprolegnia, viele farblose Flagellaten etc. nicht phototactisch[2]). Ebenso verhalten sich z. B. die Samenfäden der Farne[3]), während die Samenfäden von Sphaeroplea[4]) und Fucus[5]) als phototactisch bezeichnet werden.

Die chlorophyllführenden **Diatomeen** scheinen durchweg phototactisch zu reagiren[6]), während den farblosen Diatomeen nach Benecke[7]) ein solches Reactionsvermögen abgeht. Da aber der tropistische Lichtreiz offenbar keine sehr energische Orientirung der Achse verursacht, so pflegen die sich abwechselnd vorwärts und rückwärts bewegenden Diatomeen (II, § 135 und p. 758) auf ziemlich unregelmässigen Bahnen nach dem Lichte hin oder vom Lichte hinweg zu wandern. Durch die negative Phototaxis, die zumeist schon bei mässiger Lichtintensität eintritt, werden somit die Diatomeen häufig veranlasst, sich in dem Schlamm zu verkriechen. Ebenso wie bei den Diatomeen wird bei den chlorophyllhaltigen **Oscillarieen**[8]) durch die einseitige Beleuchtung eine zum Licht parallele Achsenrichtung und dadurch eine topophototactische Bewegung veranlasst. Jedoch verhalten sich die meisten Oscillarieen noch bei ziemlich ansehnlicher Lichtintensität positiv phototactisch.

Desmidiaceen. Nach Stahl[9]), Klebs[10]), Aderhold[11]) reagiren die meisten locomotorischen Desmidiaceen, freilich zum Theil in mässiger Weise, phototactisch.

---

1) Strasburger, l. c. p. 18. Vgl. auch Kolkwitz, l. c. p. 187. Eine phototactische Bodo-Art beobachtete Rothert, Flora 1901, p. 372. — Ueber Bacterien vgl. Bd. II, p. 770.

2) Strasburger, l. c. p. 18; Cohn, Bot. Ztg. 1867, p. 171; A. Fischer, Jahrb f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 297; Kolkwitz, l. c. — Ueber das Vorkommen von Phototaxis bei animalischen Organismen vgl. J. J. Loeb, Der Heliotropismus d. Thiere 1890; Verworn, Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 35; Herbst, Biolog. Centralbl. 1894, 14, p. 659; E. Jourdan, Die Sinne u. die Sinnesorgane d. niederen Thiere 1891; Nagel, Der Lichtsinn augenloser Thiere 1896.

3) Pfeffer, l. c. p. 372.

4) Cohn, Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV. sér., Bd. 5, p. 201.

5) Nachdem Thuret (Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV. sér., Bd. 2, p. 210) für die Samenfäden von Fucus Phototaxis angegeben hatte, wurde eine solche Empfindlichkeit von J. Bordet (Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1894, 3. sér., Bd. 27, 894) bestritten. Nach Buller (nach Mittheilungen bei Winkler, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1900, p. 304) sind indess diese Samenfäden heliotactisch.

6) Lit. bei Cohn, Jahrb. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterländ. Cultur 1863, p. 102; Bot. Zeitung 1867, p. 171; Stahl, Botan. Ztg. 1880, p. 400; Verworn, l. c. p. 46.

7) Benecke, Jahresb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 554.

8) Dutrochet, Memoir. d. végétaux et d. animaux, Bruxelles 1837, p. 340; Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 27; A. Hansgirg, Bot. Centralbl. 1882, Bd. 12, p. 361; Verworn, l. c. p. 50. — Vgl. auch Bd. II, p. 710.

9) Stahl, Bot. Zeitung 1880, p. 392; Verhandlg. d. physik.-medic. Gesellsch. in Würzburg 1879, N. F. Bd. 14.

10) Klebs, Biolog. Centralbl. 1885, Bd. 5, p. 353.

11) R. Aderhold, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft 1888, N. F. Bd. 15, p. 323.

Da aber Aderhold bei derselben Art eine ziemlich verschiedene Ausbildung dieses Reactionsvermögens fand, so ist es begreiflich, dass dieser Forscher, sowie Stahl, in den meisten Fällen bei intensivem Licht eine negative Phototaxis beobachtete, während Klebs, auch bei denselben Arten, nur positive Phototaxis erhielt. Im einen wie in dem anderen Falle werden die meisten Desmidiaceen (Pleurotaenium, Micrasterias, Penium etc.) durch die einseitige Beleuchtung veranlasst, ihre Gleitbewegungen (vgl. II, p. 711) so zu dirigiren, dass sie sich langsam in der Lichtrichtung, und zwar entweder im positiven oder im negativen Sinne, bewegen. Closterium moniliferum und einige andere Species dieses Genus, die auch ohne phototropische Reizung abwechselnd mit dem einen und dem anderen Ende dem Substrate anhaften, wandern in der bereits (II, p. 711) angegebenen Weise durch das bestimmt gerichtete Ueberschlagen nach dem Licht hin oder, bei negativ phototactischer Reaction, von dem Lichte hinweg.

Nach Stahl und Aderhold wirkt der tropistische Lichtreiz zunächst derart richtend, dass die Längsachse des Körpers bei positiver Phototaxis annähernd parallel[1]), bei negativer Phototaxis aber annähernd senkrecht zur Lichtrichtung zu stehen kommt. Der Umstand, dass sich die Desmidiaceen auch ohne den phototactischen Lichtreiz aufzurichten pflegen (vgl. II, p. 711), dass sie mit und ohne diesen mehr oder weniger stark hin- und herpendeln, sowie die oft wenig präcise Richtwirkung des Lichts, dies Alles mag wohl die Ursache sein, dass von Klebs eine solche Richtwirkung bezweifelt wurde, die nach Stahl und Aderhold aber in vielen Fällen klar hervortritt.

Myxomyceten. Nach Hofmeister[2]), sowie nach Baranetzky[3]) und Stahl[4]) bewegen sich die Plasmodien vom Lichte hinweg, und hierdurch wird wohl in erster Linie veranlasst, dass diese Organismen am Tage in das Substrat kriechen. Wie schon (II, p. 772) bemerkt wurde, dürfte diese einseitige Wanderung wesentlich dadurch verursacht werden, dass die Ausgestaltung an der stärker beleuchteten Partie verhältnissmässig ansehnlicher beeinträchtigt wird. Es ist desshalb wohl anzunehmen, dass in diesem Falle die negativ phototactische Bewegung durch die Lichtdifferenz, also nicht durch die Lichtrichtung veranlasst wird. Da Baranetzky und Stahl nur eine negativ phototactische Bewegung beobachteten, so ist es fraglich, ob, wie Hofmeister annimmt, bei schwachem Licht eine positiv phototactische Reaction eintritt. Vielleicht ist diese Annahme durch die Thatsache veranlasst, dass die Plasmodien, wenn sie sich zur Fruchtbildung anschicken, aus dem Substrat hervortreten. Da dieses auch im Dunkeln geschieht, so müssen andere dirigirende Factoren im Spiele sein. Ob sich zugleich die phototactische Stimmung ändert, wie Strasburger[5]) vermuthet, ist noch fraglich, da der besagte Erfolg auch durch Ueberwindung der negativ phototactischen Bestrebungen zu Stande kommen könnte.

---

1) Nach A. Braun (Verjüngung in d. Natur 1851, p. 217) ist bei Penium curtum stets die jüngere Hälfte lichtwärts gewandt.

2) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 20; Allgemeine Morphologie 1868, p. 625.

3) Baranetzky, Mémoir. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1876, Bd. 19, p. 328.

4) Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 167. — Nach E. W. Olive (Proceedings of the Boston Society of Natural history 1902, Bd. 30, p. 485) kommt auch den Acrasieen Phototaxis zu.

5) Strasburger, Wirkung des Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 70.

Farbiges Licht. Die phototactischen Reactionen werden in der Regel, ebenso wie die phototropischen Krümmungsbewegungen, vorwiegend oder allein durch die stärker brechbaren Strahlen hervorgerufen[1]). So wurde von Strasburger[2]) in Versuchen, die mit Schwärmsporen hinter farbigen Medien und im prismatischen Spectrum angestellt wurden, für die rothen bis grünen Strahlen keine phototactische Wirkung gefunden, die in der indigofarbigen Zone der stärker brechbaren Hälfte des Spectrums das Maximum zu erreichen scheint. Analog verhält sich nach Engelmann[3]) Euglena. Ebenso reagiren nach Verworn[4]) die Diatomeen nur in der stärker brechbaren Spectralhälfte, während nach diesem Forscher (l. c. p. 51) die Oscillarieen durch alle sichtbaren Strahlen des Spectrums eine ansehnliche phototactische Reizung erfahren. Da analoge Ausnahmen von der Regel auch in Bezug auf die phototropische Krümmung farbloser Organismen bekannt sind[5]), so lässt sich nicht behaupten, dass das Verhalten der Oscillarieen mit den besonderen Lichtabsorptionsverhältnissen in dem Phycocyanin (I, p. 326) zusammenhängen muss. Bei den Purpurbacterien wird allerdings nach Engelmann[6]) die ansehnlichste phobische Wirkung durch die am stärksten absorbirten, ultrarothen Strahlen ausgeübt. Ob ausserdem, wie es wahrscheinlich ist, die stärkste Uebergangsreizung durch diejenigen Strahlen ausgeübt wird, die am ansehnlichsten phototropisch und wachsthumshemmend wirken, ist noch nicht näher untersucht. Uebrigens hängt die phototactische Bewegung der Plasmodien[7]), sowie der Chloroplasten (II, § 146), wesentlich von den stärker brechbaren Strahlen ab. Durch diese, also nicht durch die rothen bis grünen Strahlen, wird nach Josing[8]) auch die Plasmaströmung bei den in die Aetherstimmung versetzten Pflanzen erweckt.

Es ist auch schon mitgetheilt (II, p. 319), dass die schädigenden Wirkungen des concentrirten Sonnenlichts im wesentlichen von den stärker brechbaren Strahlen ausgehen. Wenn aber in Versuchen Borsčow's[9]) und Luerssen's[10]) gerade die

---

1) Vgl. Bd. II, § 113, 27.

2) Strasburger, l. c. p. 44. Vgl. auch Cohn, Bot. Zeitung 1867, p. 171.

3) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1882, Bd. 29, p. 398.

4) Verworn, Psycho-Physiologische Protistenstudien 1889, p. 49. — Bei Sauerstoffmangel kann durch die überwiegende Production des Sauerstoffes in den rothen und gelben Spectralbezirken eine Wanderung nach diesen Bezirken, d. h. nach dem producirten Sauerstoff, veranlasst werden. Vgl. Engelmann, l. c. p. 390.

5) Vgl. Bd. II, p. 577. — Auch bei niederen Thieren giebt es Fälle, in welchen die Hauptwirkung nicht den stärker brechbaren Strahlen zufällt. (Vgl. W. A. Nagel, Botan. Zeitung 1901, Ref. p. 293 u. die dort citirte Literatur.) Möglicherweise werden mit der höheren Organisation der animalischen Wesen vielfach die langwelligen Strahlen am wirksamsten, die in unserem Auge als die hellsten empfunden werden, gleichviel ob es sich im näheren um eine Auslösung durch die Lichtrichtung, durch die Lichtdifferenz oder durch den plötzlichen Wechsel handelt.

6) Engelmann, Botan. Zeitung 1888, p. 677. Vgl. auch Bd. I. p. 327 in Bezug auf die Kohlensäureassimilation.

7) Baranetzky, l. c. p. 331.

8) Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 208. Ueber die Stimmungsänderung durch Aether siehe Bd. II, p. 769.

9) Borsčow, Bullet. d. l'Academie d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 12, p. 211, 230.

10) Luerssen, Einfluss d. rothen u. blauen Lichtes auf die Strömung d. Protoplasmas 1868. Vgl. auch Velten, Die physikal. Beschaffenheit d. pflanzl. Protoplasmas 1876, p. 14 Anm. (Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. I) u. Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 38.

durch Kaliumbichromat passirenden Strahlen eine Desorganisation in dem Protoplasma hervorriefen, so wird man zunächst vermuthen, dass dieser Effect durch Nebenumstände (z. B. durch Wärmewirkung) verursacht wurde. Jedenfalls vermochten Reinke[1]) und G. Kraus[2]) keine derartigen Deformationen in dem Protoplasma der Haare u. s. w. bei Pflanzen zu finden, die hinter Kaliumbichromat etc. gehalten worden waren.

Auf die noch unzureichenden Erfahrungen über die Wirkung von Röntgen- und Becquerelstrahlen ist schon Bd. II, p. 579 hingewiesen worden.

§ 146. Die photischen Orientirungen der Chloroplasten.

Die Chromatophoren nehmen in der Zelle, ebenso wie andere Organe des Protoplasmas, unter constanten Bedingungen eine bestimmte Lagerung und Gestaltung an, die durch die autogene Thätigkeit, sowie durch den Wechsel der Aussenfactoren mehr oder weniger verändert werden. Wir behandeln indess hier in der Hauptsache nur diejenigen Lage- und Gestaltsänderungen der Chloroplasten, die bei vielen Pflanzen durch die Beleuchtung veranlasst werden, Reactionen, die, wie schon früher erwähnt wurde, ebenfalls darauf berechnet sind, die Chlorophyllkörper in eine günstige Lichtlage zu bringen oder dieselben dem nachtheiligen Einfluss des zu intensiven Lichts zu entziehen[3]). Wir gehen also nicht näher auf die übrigens noch wenig untersuchten Reactionen ein, die autogen oder durch die Veränderung der Temperatur, der Concentration, durch chemische Einflüsse etc. hervorgerufen werden. Ebenso lassen wir hier die mechanischen Verlagerungen der Chlorophyllkörper ausser Acht, die durch gesteigerte Centrifugalkraft bewirkt werden (II, § 147). Uebrigens ergiebt sich aus früheren Erörterungen (II, § 140), dass bei dem Aggregatzustand des Protoplasmas eine jede Veränderung des Gleichgewichtszustandes in diesem auch eine gewisse Verschiebung der Chlorophyllkörper zur Folge haben muss.

Zu derartigen Erfolgen gehört es auch, dass in den Blättern von Vallisneria, Elodea und bei verschiedenen anderen Objecten, bei denen durch Verwundung oder durch einen anderen Reiz die Plasmaströmung erweckt oder gesteigert wird, die Chlorophyllkörper von dem erzeugten Plasmastrom mitgerissen werden, um nach kurzer oder langer Zeit (zuweilen auch gar nicht) wieder in die Ruhelage überzugehen[4]). Von der normalen Plasmaströmung werden aber die Chlorophyllkörper in der Regel nicht mitgerissen[5]), und in manchen Fällen, z. B.

---

1) Reinke, Bot. Zeitung 1871, p. 800.

2) G. Kraus, Bot. Zeitung 1876, p. 584.

3) Vgl. Bd. I, p. 62. Ueber die Chlorophyllkörper und ihre Bildungsbedingungen siehe Bd. I, § 53 317. Bei Fr. Schmitz, Die Chromatophoren 1882; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 203; Hauptfleisch l. c.; Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatom. II. Aufl. 1896, p. 232 etc. ist auch Näheres über die normale Lagerung der Chlorophyllkörper zu finden.

4) Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 192, sowie die dort citirte Lit. Vgl. ferner Bd. II, p. 724, 752 und § 153.

5) Siehe z. B. Schimper, l. c. p. 204. sowie die in Bd. II, § 138 citirte Literatur über Plasmaströmung.

bei den Internodialzellen der Characeen[1]), kann man auch durch Reize nicht erzielen, dass die der Wandschicht eingelagerten Chloroplasten in das strömende Protoplasma übertreten. Offenbar wird aber in vielen Fällen durch die verschiedenartigsten Anstösse eine gewisse, wenn auch vielfach geringe Störung der Lage der Chloroplasten veranlasst. Diese Störung fällt z. B. ziemlich ansehnlich aus bei gewissen Diatomeen (Rhipidophora, Striatella), bei denen Erschütterungen eine Zusammenballung der Chlorophyllkörper hervorrufen[2]).

Da eine jede Lagenänderung der Chloroplasten durch die Beleuchtung (oder durch einen anderen Factor) eine Ablenkung aus der bisherigen Gleichgewichtslage bedeutet, so ist es selbstverständlich, dass die Chlorophyllkörper nach Sistirung der Lichtwirkung in diejenige Gleichgewichtslage (Eigenrichtung) zurückkehren, welche sich als Resultante aus dem Zusammengreifen der übrigen autogenen und aitiogenen Factoren ergiebt. Die nähere Entscheidung, ob der Erfolg durch die diffuse (paratonische) oder durch die einseitige (tropistische) Lichtwirkung hervorgerufen wird, ist nicht immer leicht, da beide Factoren zusammengreifen, und mit der Zunahme der Lichtintensität Aenderungen der Verhältnisse eintreten können. Uebrigens ist ein schönes Beispiel für eine diffuse Lichtwirkung in der schon (II, p. 769) mitgetheilten Thatsache geboten, dass in aetherisirten Schnitten aus dem Blatt von Vallisneria, Elodea etc. durch Beleuchtung die Plasmaströmung und damit die Fortbewegung der Chlorophyllkörper erweckt, durch Verdunkelung aber wieder ein Ruhezustand hergestellt wird.

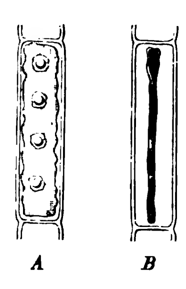


Fig. 78. Zellen aus einem Faden von Mesocarpus spec. Durch das Licht, welches senkrecht gegen den Faden gerichtet war, ist bei mässigem Licht Flächenstellung (*A*), bei intensivem Licht Profilstellung (*B*) des Chlorophyllbands erzielt worden.

In schönster Weise ist die tropistische Orientirung bei den Chlorophyllplatten von Mougeotia, Mesocarpus etc. zu verfolgen, die sich unter günstigen Bedingungen in einigen Minuten mit ihrer Fläche senkrecht gegen die Lichtrichtung orientiren (Flächenstellung), durch die genügende Steigerung der Lichtintensität aber veranlasst werden, sich so lange zu drehen, bis sie parallel zur Lichtrichtung stehen, also Profilstellung angenommen haben (Fig. 78, *A* und *B*)[3]). Während in diesem Falle die Chlorophyllplatte sich innerhalb der Zelle in analoger Weise wendet, wie ein Blatt Papier, das man durch Drehung

---

1) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 723. Hier und da findet man einzelne Chlorophyllkörper in dem strömenden Plasma. Nach Pringsheim (Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 333) werden in dem Internodium von Nitella die Chloroplasten, welche durch concentrirtes Sonnenlicht entfärbt wurden, vom strömenden Plasma dauernd mitgeführt. Ueber die Lage der Chloroplasten bei Characeen vgl. Bd. II, p. 725.

2) Lüders, Bot. Zeitung 1862, p. 42; Schmitz, Chromatophoren 1882, p. 82; Schimper, l. c. p. 218.

3) Stahl, Bot. Zeitung 1880, p. 299; S. Moore, Journal of the Linnean Society 1888, Bd. 24, p. 366; Oltmanns, Flora 1892, p. 207; F. J. Lewis, Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 418. Bei Stahl (l. c.) ist auch bemerkt, dass nach Wittrock die Chlorophyllplatten von Gonotonema ähnlich reagiren dürften. — In analoger Weise wird bei manchen Blättern durch die Steigerung der Lichtintensität ein Uebergang der Flächenstellung in die Profilstellung verursacht. Vgl. Bd. II, p. 695.

um die mediane Längsachse in Flächen- oder Profilstellung bringt, werden bei anderen Pflanzen die zumeist linsenförmigen Chloroplasten durch ein Fortbewegen (Gleiten) an der Hautschicht in die tropistische Flächen- oder Profilstellung gebracht.

Durch eine solche Gleitbewegung sammeln sich nach Stahl (l. c.) die Chloroplasten in einem Faden von Vaucheria, der senkrecht gegen das einseitig auftreffende Licht gerichtet ist, in zwei parallelen Längsstreifen, deren mediane Verbindungsebene bei Flächenstellung parallel mit der Lichtrichtung, bei Profilstellung senkrecht zu ihr steht. In analoger Weise reagiren die Blätter von Moosen, Elodea, der Laubspross von Lemna, die Farnprothallien und andere einfach gebaute Objecte [1]). Denn wenn das Licht senkrecht gegen die Fläche dieser Objecte gerichtet wird, gewinnen die Chlorophyllkörper Flächenstellung dadurch, dass sie auf die Aussenwand und auf die zu dieser parallelen Innenwand wandern (Fig. 79 *A*), während sie sich bei intensivem Licht auf die zu der Oberfläche senkrechten Seitenwände und damit in Profilstellung begeben (Fig. 79 *B*). Die besonderen Verhältnisse, welche durch den Gewebeverband geschaffen sind, bringen es mit sich, dass sich bei diesen Objecten die Chloroplasten nach der Lichtentziehung nicht gleichmässig vertheilen, wie es bei Vaucheria der Fall ist, sondern sich von der freien Aussenwand entfernen und sich auf den senkrecht und parallel zur Oberfläche gerichteten Binnenwandungen sammeln (Fig. 79 *C*).

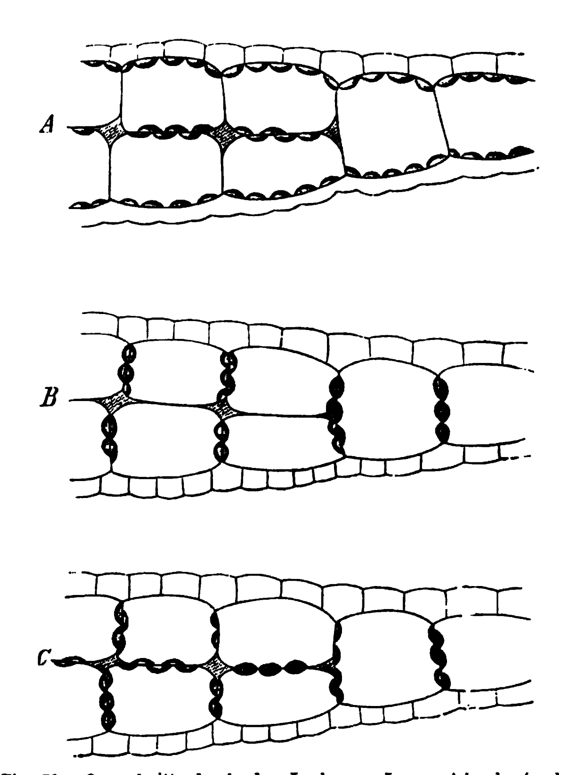


Fig. 79. Querschnitt durch das Laub von Lemna trisculа (nach Stahl). *A* Flächenstellung (Tagstellung). *B* Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. *C* Dunkelstellung der Chlorophyllkörner.

---

1) Hauptsächliche Literatur: Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 216; Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 203; Stahl, l. c.; Haberlandt, Ber. d. bot. Gesellsch. 1886, p. 206; Moore, l. c.; Oltmanns, l. c. [Kohl, Carotin 1902, p. 103.] — Nach Prillieux (Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 506) bildet das chlorophyllführende Plasma in gewissen Zellen der Blätter von Selaginella Martensii eine grössere Masse, die sich in analoger Weise durch gleitende Bewegung fortbewegt. Vgl. auch Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatom. II. Aufl., 1896, p. 229.

Die Anordnung im Dunkeln stimmt somit weder bei Vaucheria, noch bei Lemna etc. mit der Gruppirung im intensiven Licht überein, bei welcher die zur Oberfläche parallele Binnenwand frei von Chlorophyllkörnern zu bleiben pflegt. Allerdings zeigt gerade die letzgenannte Orientirung vielfache Unregelmässigkeiten, was vielleicht zum Theil damit zusammenhängt, dass durch eine sehr gesteigerte Lichtwirkung häufig eine unbestimmte Zusammenballung und Gruppirung der Chloroplasten hervorgerufen wird, und zwar sowohl bei den besprochenen Pflanzen, als auch bei complicirter aufgebauten Gewebecomplexen (vgl. Fig. 80 *c*. p. 783)[1]). Dass es sich hierbei nicht um eine tropistische Orientirung, sondern um eine Störung in Folge der extremen Inanspruchnahme durch das Licht handelt, folgt nicht nur aus der Gruppirung, die keine Beziehung zur Lichtrichtung erkennen lässt, sondern auch aus der Erfahrung, dass ähnliche Erfolge z. B. auch durch extreme Temperaturen, durch Verletzungen und andere mechanische Eingriffe verursacht werden[2]). Dagegen beweisen die mitgetheilten Reactionen, dass die Flächen- und Profilstellungen der Chlorophyllkörper von Mougeotia etc. und ebenso derjenigen von Vaucheria, Lemna etc. durch die orientirende (tropistische) Lichtwirkung veranlasst werden. Demgemäss lässt sich auch bewirken, dass sich die Chloroplasten in den Zellen eines einschichtigen Moosblattes an zwei opponirten Ecken oder Kanten ansammeln, wenn man das Licht spitzwinkelig gegen das Blatt einfallen lässt[3]).

Selbst dann, wenn einfach gebaute Gewebe und gut reagirende Chloroplasten vorliegen, entsprechen die Erfolge nicht immer genau den erörterten Regeln. Es ist auch einleuchtend, dass unter anderm schon die Form der einzelnen Zelle, sowie die Verkettung mit anderen Zellen, direct oder indirect einen Einfluss ausüben kann. Dieses alles kommt aber in viel verwickelterer Weise in höher differencirten Gewebecomplexen in Betracht, in denen zudem z. B. die Lage der Chlorophyllkörper in den Pallisadenzellen, oder auch in anderen Zellen, wenig oder gar nicht durch die Beleuchtung modificirt wird. Ueberhaupt ist die aus anderen Gründen angestrebte Anordnung der Chloroplasten ein Factor, durch den die vom Licht angeregten Bestrebungen theilweise oder ganz compensirt werden können. Ferner mag gelegentlich durch Brechung, Reflexion etc. erzielt werden, dass das Licht auf eine bestimmte Binnenzelle concentrirt wird, oder dass sich eine Zelle im diffusen Lichte befindet, obgleich das Blatt etc. einseitig beleuchtet ist[4]).

---

1) Böhm, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1856, Bd. 22, p. 479; 1859, Bd. 37, p. 453; Stahl, l. c. p. 340; Schimper, l. c. p. 225. — Sehr schnell entstehen solche Zusammenballungen nach de Bary (Bot. Ztg. 1877, p. 781) bei Acetabularia mediterranea. Bei Vaucheria werden die Zusammenballungen erst durch anhaltende Beleuchtung hervorgerufen, und bei Nitella pflegen sie gar nicht aufzutreten, Stahl, l. c. p. 324.

2) Vgl. z. B. Frank, l. c. p. 261, 295; G. Kraus, Bot. Ztg. 1874, p. 206; Haberlandt, Ueber d. Einfluss d. Frostes auf die Chlorophyllkörner 1876, p. 6 (Separat. a. Oesterreich. Bot. Zeitschrift); Schimper, l. c. p. 166, 235; Moore, l. c. p. 206, 371.

3) Stahl, l. c. p. 346. Dem entspricht es, dass nach H. Winkler (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 455) bei Bryopsis die Chloroplasten nach dem stärker beleuchteten Theil der Zelle wandern.

4) Dass sich die Chloroplasten im Protonema von Schistostega in dem durch Lichtbrechung entstehenden Strahlenkegel, und zwar auf der von der Lichtquelle abgewandten Zellwand, ansammeln, ist Bd. I, p. 345 mitgetheilt worden.

Wenn sich thatsächlich in complexen Geweben die auf Licht reagirenden Chlorophyllkörper häufig absonderlich gruppiren, so giebt es doch auch ziemlich zahlreiche Fälle, in denen sich bestimmte Zellen in analoger Weise verhalten wie Moosblätter u. s. w. So findet man in den Schwammparenchymzellen des Blattes von Oxalis acetosella die Chloroplasten bei mässiger Beleuchtung auf den zur Blattfläche parallelen Wandungen, also in Flächenstellung (Fig. 80 *a*). Durch Besonnung wird dann zunächst Profilstellung (Fig. 80 *b*) und durch längere, intensive Beleuchtung die durch Fig. 80 *c* gekennzeichnete Zusammenballung und Gruppierung hervorgerufen. Ferner kommt nach Stahl (l. c.) in den Blattzellen von Sempervivum und Sedum die Flächenstellung der

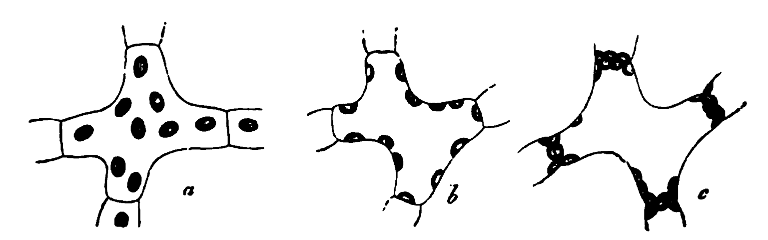


Fig. 80. Schwammparenchymzellen aus der untersten Parenchymlage des Blattes von Oxalis acetosella in einer zur Blattfläche senkrechten Richtung gesehen. *a* Flächenstellung der Chlorophyllkörner in diffusem Licht, *b* Profilstellung nach kurzer Besonnung, *c* Zusammenballung nach längerer Insolation. (Nach Stahl.)

Chlorophyllkörner im Schatten, eine intermediäre Stellung im hellen diffusen Licht und die Zusammenballung im Sonnenlicht zu Stande.

In Folge der Lichtzerstreuung wird im Innern von Gewebemassen eine tropistische Orientirung der Chloroplasten im allgemeinen nicht in gleichem Maasse von Nutzen sein, wie in oberflächlich gelegenen Zellen. Denn in diesen wird durch die Flächenstellung der Chlorophyllkörner die Ausnutzung des einfallenden Lichtes gefördert, und ausserdem durch die Profilstellung, sowie durch die Zusammenballung, die schädigende Wirkung eines zu intensiven Lichts (II, p. 319) auch da gemindert, wo anderweitige Schutzeinrichtungen durch Lagenänderung der Blätter u. s. w. (II, § 62) nicht zur Verfügung stehen.

Eine auffällige photische Lagenänderung der Chloroplasten wird aber nicht allgemein gefunden, auch nicht bei allen oberflächlich liegenden Zellen. So ist z. B. ein solches Orientirungsvermögen bei den Zellen von Cladophora, Nitella, Spirogyra und, wie schon bemerkt, bei den meisten Pallisadenzellen nicht ausgebildet. In diesen würde auch die Ausnutzung des Lichts nur beeinträchtigt werden, wenn die Chlorophyllkörner nicht auf der Seitenwand vertheilt blieben, sondern sich zur Annahme der Profilstellung an den Enden der Zelle anhäuften. Uebrigens ist es durch Stahl[1]) und Haberlandt[2]) bekannt, dass die Beleuchtung in den Pallisadenzellen verschiedener Pflanzen eine ansehnliche Orientirungswirkung ausübt, die Haberlandt besonders dann erheblich fand, als er das Licht senkrecht gegen die Längsachse der durch einen Schnitt frei gelegten Pallisadenzellen wirken liess.

1) Stahl, l. c. p. 377.
2) Haberlandt, l. c. p. 210.

Einen gewissen Vortheil gewährt es, dass auch die unbeweglichen Chloroplasten der Pallisadenzellen bei guter Beleuchtung sich halbkugelig in die Zelle hervorwölben, bei Steigerung der Lichtintensität aber sich abflachen[1]. Denn hierdurch wird die schädigende Wirkung des parallel zur Längsachse der Zelle einfallenden Lichts vermindert, weil dieses dann die Chlorophyllkörner in einem spitzeren Winkel trifft, während die Hervorwölbung der Chlorophyllkörner die Ausnutzung des Lichts begünstigt. Uebrigens sind diese und andere Formänderungen nicht auf die Pallisadenzellen beschränkt, sondern werden bei den Chloroplasten der verschiedenartigsten Zellen im verschiedenen Grade hervorgerufen, und zwar nicht nur durch intensive Beleuchtung, sondern auch durch differente extreme Einwirkungen (dauernde Verdunkelung, Temperaturextreme, Salzlösungen, chemische Einflüsse etc.)[2].

Bis dahin sind weder die auslösenden Lichtwirkungen, noch die mechanischen Mittel aufgedeckt, durch welche die Locomotion der sich orientirenden Chloroplasten besorgt wird[3]. So ist z. B. noch nicht entschieden, ob die bestimmt gerichtete Fortbewegung dadurch erzielt wird, dass sich das photisch empfindliche Chlorophyllkorn eine motorische Thätigkeit des Cytoplasmas nutzbar macht, oder ob die Locomotion durch die Herstellung einer anomogenen Oberflächenspannung von Seiten des Chloroplasten bewirkt wird[4]. Eine andere Möglichkeit, dass den Chlorophyllkörpern selbst gar keine photische Reaction zukommt, dass dieselben vielmehr rein passiv durch das nach dem Lichte (oder vom Lichte hinweg) wandernde Cytoplasma fortgeschleppt werden, ist bei der Orientirung der Chlorophyllbänder von Mougeotia ausgeschlossen und kann aus verschiedenen Gründen nicht die Ursache sein, dass die Chloroplasten von Vaucheria, Moosblättern u. s. w. eine bestimmte Lichtstellung annehmen. Ich erinnere nur daran, dass dann auch der Zellkern etc. mitgeschleppt werden müsste, der aber häufig die Wanderung der Chlorophyllkörner nicht mitmacht, und dass sich an der Sammelstelle der Chloroplasten gewöhnlich keine auffällige Plasmaansammlung[5] findet, die sich bei einer rein passiven Mitschleppung einstellen müsste. Inwieweit und in welchem Sinne die phototactisch reagirenden Chloroplasten nur dirigirend oder activ thätig sind, wird sich erst entscheiden lassen, wenn eine gewisse Einsicht in den

1) Diese Formänderung wurde entdeckt von Micheli, Archiv d. scienc. d. Biblioth. univers. d. Génève 1876, Bd. 29, p. 26. Näheres bei Stahl, l. c. p. 857. Dieser fand z. B. bei beschatteten Blättern von Ricinus für die an der Zellwand anliegende Basis eines Chlorophyllkorns im Durchschnitt einen Durchmesser von 0,0063 mm und eine Höhe von 0,0057 mm, während bei besonnten Blättern der Durchmesser 0,0083 mm, die Höhe 0,0036 mm betrug.

2) Thatsachen z. B. bei Stahl, l. c. 1880, p. 303, 361; Schmitz, l. c. 1882, p. 82; Berthold, Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 691; Klebs, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1883, Bd. 1, p. 268; 1886, Bd. 2, p. 557; Schimper, l. c. p. 240; Moore, l. c. p. 643; Haberlandt, Flora 1888, p. 296; de Vries, Ber. d. bot. Gesellsch. 1889, p. 19; Tswett, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 329; Kolkwitz, Festschrift f. Schwendener 1899, p. 271.

3) Das Mitreissen der Chlorophyllkörner durch die Plasmaströmung (II, p. 779) lassen wir hier ausser Acht.

4) Siehe Bd. II, p. 740.

5) Nach Frank (l. c. p. 283) soll sich eine gewisse Ansammlung von Plasma in einigen, aber nicht in allen Fällen einstellen.

Orientirungsprocess gewonnen ist[1]). Thatsächlich ist die Annahme von Velten[2]) und Stahl (l. c. p. 351), die Chlorophyllkörper seien activ, ebensowenig bewiesen, wie die Annahme von Frank (l. c. p. 282), Moore (l. c. p. 203, 264), Oltmanns (l. c. p. 211), nach der die Chlorophyllkörper passiv bewegt sind.

Ist es auch klar, dass sich nicht nur das Chlorophyllband von Mougeotia, sondern auch die Chlorophyllkörner von Vaucheria, Moosblättern u. s. w. in bestimmter Weise gegen die Lichtrichtung orientiren, so ist damit nicht ausgeschlossen, dass in anderen Fällen die Lagenänderung durch den Wechsel der diffusen Beleuchtung verursacht wird[3]). Möglicherweise ist Letzteres im Inneren von Gewebecomplexen häufiger der Fall. Auch wurde bereits (II, p. 782) darauf hingewiesen, dass die durch sehr intensive Beleuchtung hervorgerufene Zusammenballung und Umlagerung der Chlorophyllkörner nicht durch eine tropistische Lichtwirkung hervorgerufen wird. Es ist übrigens noch näher aufzuklären, warum sich bei günstiger einseitiger Beleuchtung die Chloroplasten von Vaucheria, Moosblättern u. s. w. nicht auf einer, sondern auf zwei opponirten Flanken sammeln (Fig. 79 *A*, p. 781). Jedenfalls wird dieses nicht durch die ungleiche Reactionsfähigkeit der in einer Zelle vorhandenen Chlorophyllkörner veranlasst, da diese ihre Lage unverändert bewahren, wenn man ein Farnprothallium so wendet, dass die bisherige Schattenfläche nach der Lichtquelle gewandt wird[4]). Folglich sind die Chloroplasten nicht dorsiventral. Dieses gilt auch für die Chlorophyllplatte von Mougeotia, die sich beim Wenden wie ein isolaterales, diaphototropes Gebilde verhält (vgl. Fig. 78, p. 780).

Die Orientirung der Chlorophyllkörper kann aber nicht wohl durch die assimilatorische Thätigkeit bedingt sein, da jene, analog wie andere tropistische Reactionen (II, § 577, 778), fast allein durch die stärker brechbaren Strahlen hervorgerufen wird, also nicht durch die schwächer brechbaren, denen gerade die ansehnlichste assimilatorische Wirkung zukommt[5]). Gegen eine solche Schlussfolgerung spricht auch die Erfahrung nicht, dass die Lage der Chromoplasten,

---

1) In welcher Weise die Bewegung und Orientirung auch zu Stande kommen mag, jedenfalls sind wir nach unserer Begriffsbestimmung (II, p. 547, 753) berechtigt, von Phototaxis zu reden.

2) W. Velten, Aktiv oder passiv? Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1876, Nr. 8. — Wie aus Bd. II, p. 740 zu ersehen ist, giebt es bestimmte Bewegungsvorgänge, die man je nach der Auffassung entweder als activ oder als passiv bezeichnen wird.

3) Schon aus den im Bd. II, p. 780 angeführten Reactionen ist zu ersehen, dass bei Moosblättern, Farnprothallien etc. die Orientirung der Chlorophyllkörner wesentlich durch die einseitige Beleuchtung, also nicht, wie Haberlandt (Physiol. Pflanzenanatom. II. Aufl., 1896, p. 234) annimmt, durch die Helligkeitsschwankung verursacht wird. Uebrigens bestehen bei diffusem Licht (also auch am Klinostaten) in der Zelle eines Moosblattes u. s. w. analoge Beleuchtungsverhältnisse wie in einem Glascylinder, der an zwei opponirten Seiten mit mehr oder minder transparentem Papier bekleidet ist und demgemäss an diesen Stellen weniger Licht durchlässt, als an den unbekleideten Partien. Wie in einem derartigen, mit Wasser gefüllten Cylinder die Schwärmzellen phototactisch reagiren, so sind also bei diffusem Licht auch in der Zelle eines Moosblattes die Beleuchtungsbedingungen für eine tropistische Reaction der Chloroplasten gegeben. Es ist ferner klar, dass sich die Schwärmsporen in einem in der beschriebenen Weise hergerichteten Glascylinder, je nachdem die beiden freigelassenen Wandflächen das diffuse Licht in gleichem oder ungleichem Grade durchlassen, an einer oder an zwei Seiten ansammeln, und dass sich bei genügender Steigerung der Lichtintensität die Schwärmzellen an die mit Papier bekleideten Seitenwände begeben werden.

4) Stahl, l. c. p. 350.

5) Borodin, Ueber die Wirkung d. Lichts auf die Vertheilung der Chlorophyllkörner

Leucoplasten[1]) und etiolirten[2]) Chlorophyllkörner durch Beleuchtung nicht wesentlich modificirt wird. Denn es handelt sich stets um eine specifische Reactionsfähigkeit, die auch nicht bei allen Chloroplasten gefunden wird. Vielleicht wird man mit der Zeit auch im Pflanzenreich Chromoplasten[3]) kennen lernen, denen eine phototactische Befähigung zukommt, die bekanntlich bei gewissen chlorophyllfreien Schwärmern etc. ausgebildet ist[4]). Die maassgebenden Factoren lassen sich aber nicht schlechthin daraus erkennen, dass die Orientirungsbewegung der Chloroplasten durch Sauerstoffentziehung[5]), sowie durch Aetherisiren[6]) sistirt werden, und dass überhaupt, wie nicht anders zu erwarten, die Lichtreaction durch die Aussenbedingungen mehr oder minder beeinflusst und modificirt wird.

Natürlich fordert nicht nur die photische, sondern eine jede autogene und aitiogene Bewegung und Gruppirung der Chloroplasten eine causale Erklärung. Dass bei solchen Reactionen sowohl rein mechanische Momente, als auch verschiedene Wechselwirkungen in Frage kommen können, wurde allgemein in II, § 140 erörtert. An dieser Stelle ist u. a. schon darauf hingewiesen, dass wir nicht einmal wissen, warum sich die Chlorophyllkörner unter normalen Bedingungen in einem Vaucheriafaden gleichmässig vertheilen. Sofern aber eine inäquale Vertheilung der Chloroplasten vorliegt, kann diese entweder rein mechanisch, durch die besondere Gestalt der Zelle u. s. w., oder durch polare und andere physiologische Eigenschaften des Protoplasten, oder durch die Aussenbedingungen verursacht sein. So ist es zu verstehen, dass z. B. in den Zellen eines Moosblattes (im Dunkeln) die Chlorophyllkörner auf die zur Oberfläche senkrechten Wandungen wandern, wenn es auch noch nicht ermittelt ist, ob und in welchem Sinne diese Vertheilung durch die verschiedenen Austauschverhältnisse und die differente Inanspruchnahme der einzelnen Wandflächen veranlasst wird. Offenbar handelt es sich aber um verwickelte Verhältnisse, da die Chlorophyllkörper interner Gewebezellen (anscheinend auch im Dunkeln) häufig gerade das Bestreben zeigen, die an eine Nachbarzelle stossende Wandpartie (die Fugenwand) zu meiden und sich an den die Intercellularen begrenzenden, also mit Luft in Berührung stehenden Wandflächenstücken zu sammeln[7]). Uebrigens verlassen die Chloroplasten unter Umständen den Wand-

---

1869, p. 58 (aus Mélanges biologiques Bd. 7); P. Schmidt, Ueber einige Wirkungen des Lichts auf Pflanzen 1870, p. 27; Frank, Bot. Ztg. 1871, p. 228. Die durch Kaliumbichromatlösung passirenden Strahlen haben nach Frank eine sehr schwache, nach Borodin und Schmidt gar keine Wirkung.

1) Schimper, l. c. p. 204.

2) Nach Beobachtungen von Senn.

3) Der durch Licht veranlasste Farbenwechsel gewisser animalischer Objecte beruht auf der Form- und Lagenänderung von Pigmentzellen. O. Hertwig, Die Zelle u. d. Gewebe 1893, p. 81.

4) Vgl. Bd. II, § 145. — Nach Berthold (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. 13, p. 690 finden sich bei Chylocladien eigenthümliche Platten aus plasmatischer Substanz, die in analoger Weise phototactisch reagiren wie Chlorophyllkörner.

5) J. Demoor, L'étude d. l. physiolog. d. l. cellule 1894, p. 54 (Separat. aus Archives d. Biologie Bd 13). Lewis (Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 421) beobachtete in Wasserstoff eine phototactische Reaction der Chlorophyllplatte von Mesocarpus.

6) F. Elfving, Ueber die Einwirkung von Aether u. Chloroform auf d. Pflanze 1886, p. 16 (Sep. a. Öfversigt af Finska Vetensk-Soc. Förh. Bd. 28).

7) Stahl, l. c. p. 332; Haberlandt, Bericht d. botan. Gesellsch. 1886, p. 217. — Nach Haberlandt pflegen diejenigen Zellenwandstücke, durch welche ein regelmässiger

belag, und zuweilen besteht, besonders so lange in dem Chlorophyllkorn grössere Stärkekörnchen fehlen, die Tendenz, sich um den Zellkern zu gruppiren[1]).

Schnelligkeit der Reaction. Besonders schnell reagiren die Chlorophyllbänder von Mesocarpus[2]). Jedoch können sich auch die Chloroplasten von Funaria und anderen schneller reagirenden Pflanzen in weniger als einer Stunde aus der Nacht- in die Tagstellung begeben, während dieser Uebergang bei langsamer arbeitenden Pflanzen erst in einigen oder vielen Stunden vollbracht wird[3]). Analog wie bei anderen Reizbewegungen (II, p. 366) pflegt der Uebergang in die photische Reizstellung schneller von statten zu gehen, als (bei Ausschaltung des Reizes) die Rückkehr in die frühere Gleichgewichtslage des Lichtreizes[4]).

Bei genügend schnell reagirenden Objecten wird also durch den täglichen Beleuchtungswechsel eine tägliche periodische Veränderung der Anordnung der Chlorophyllkörner veranlasst. Hierdurch werden besonders diejenigen Pflanzentheile, deren Chlorophyllkörner bei Beleuchtung an die Aussenwand wandern (z. B. bei Marchantia), am Tage ein etwas tiefer grünes Colorit annehmen. Die fortschreitende Abblassung bei längerer Verdunkelung, die man bei gewissen Pflanzen beobachtet, wird ausserdem durch anderweitige Umstände (pathologische Umlagerung und Aenderung der Chloroplasten bezw. des Chlorophylls etc.) hervorgerufen. Somit sind auch die Schattenbilder, die man nach dem Vorgehen von Sachs[5]) erhält, wenn man ein Blatt etc. durch partielles Umhüllen mit Stanniol oder Papier theilweise verdunkelt, nicht allein durch die primäre Veränderung der photischen Orientirung hervorgerufen. Ebenso wird das Erblassen grüner Pflanzentheile bei intensiver Besonnung[6]) zum Theil durch die Chlorophyllverlagerung (II, p. 781), in der Hauptsache aber wohl durch eine partielle Zerstörung des Chlorophylls bewirkt (vgl. II, § 69).

Historisches. Die Umlagerung der Chlorophyllkörner in den besonnten Blättern von Crassulaceen wurde von Böhm[7]) entdeckt. Jedoch wurden diese und andere Gruppirungen näher erst von Famintzin[8]), Borodin[9]) und besonders von Frank[10]) studirt, die auch die Veränderung des Reactionserfolges mit der Lichtintensität erkannten. Während Frank diese Lagenänderungen nur als Folgen der diffusen Lichtwirkung, d. h. der Veränderung des phototonischen

---

Stoffaustausch stattfindet, von Chlorophyllkörnern entblösst zu sein. Nähere Studien zur Präcisirung der maassgebenden Factoren sind noch nicht veröffentlicht.

1) Siehe z. B. Schimper, l. c. p. 206; Berthold, Protoplasmamechanik 1886, p. 140, 169; Haberlandt, Flora 1888, p. 304.

2) Bd. II, p. 780. — Siehe ferner Stahl, l. c. p. 301; Oltmanns, l. c.; Lewis, l. c. p. 418. Lewis stellte auch Versuche über Inductionszeit und Nachwirkung an.

3) Angaben finden sich in den citirten Arbeiten.

4) Belege bei Stahl, l. c. p. 329; Schimper, l. c. p. 225; Moore, l. c. p. 238, sowie auch schon bei Borodin und Frank.

5) Sachs, Sitzungsb. d. Sächsischen Gesellsch. d. Wissenschaft. 1859, p. 226; Stahl, l. c.

6) Zuerst beobachtet von Marquart, Die Farben d. Blüthen 1835, p. 47.

7) Böhm, Sitzungsb. d. Wiener Akadem. 1856, Bd. 22, p. 479; 1858, Bd. 37, p. 453.

8) Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 45.

9) Borodin, Bullet d. l'Academ. d. St. Pétersbourg 1867, IV, p. 482; Mélanges biologiques d. St. Pétersbourg 1869, Bd. 7, p. 50.

10) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 216.

Zustands ansieht, lässt Stahl[1]) die Orientirung der Chloroplasten, vielleicht zu einseitig, durch die Lichtrichtung zu Stande kommen. Im übrigen wurden durch Stahl unsere Kenntnisse über die Orientirung der Chlorophyllkörper im hohen Grade geklärt und erweitert. Weiterhin haben dann besonders Schimper[2]), Haberlandt[3]) und Moore[4]) werthvolle Beiträge geliefert. Von Schimper und Haberlandt wurde sowohl die tropistische wie die phototonische Lichtwirkung in Betracht gezogen, jedoch wurde die erstere von diesen Forschern augenscheinlich unterschätzt. Bemerkt sei noch, dass Frank für die normale Lichtorientirung der Chlorophyllkörner die Bezeichnung Epistrophe, für die Dunkelstellung und ähnliche Lagerungen, die durch andere Factoren hervorgerufen werden, die Bezeichnung Apostrophe vorschlug. Von Schimper (l. c. p. 221), der ebenso wie Moore (l. c. p. 203) die Frank'schen Bezeichnungen in etwas anderem Sinne verwendet, wurde die Zusammenballung der Chloroplasten Systrophe genannt.

§ 147. Einwirkungen der Schwerkraft.

A. Mechanische Wirkungen.

Die allgemeine Massenanziehung sucht natürlich einen im Wasser schwebenden Organismus, sowie die Inhaltsmassen der Zelle, je nachdem das specifische Gewicht des umgebenden Mediums geringer oder grösser ist, zum Sinken oder zum Emporsteigen zu bringen[5]). Diese angestrebten Bewegungen werden aber bei kleinen Körpern, aus bekannten und bereits (II, p. 698) angedeuteten Gründen, schon in Wasser und in noch höherem Grade in einem zähflüssigen Medium verzögert. Desshalb genügt schon eine geringe Bewegungsthätigkeit des Körpers oder des umgebenden Mediums, um die physikalische Wirkung der Schwerkraft zu eliminiren. Durch eine genügende Steigerung der Centrifugalkraft können aber die durch die Wirkung der Gravitation erstrebten Bewegungen und Vertheilungen stets herbeigeführt werden.

Aus rein physikalischen Gründen werden sich also specifisch schwerere Körper (Krystalle, Methylenblauniederschläge etc.)[6]) in dem Zellsaft verhältnissmässig schnell, in dem zähflüssigen Protoplasma aber nur langsam, oder, bei genügender Cohäsion des Protoplasmas, gar nicht senken. Thatsächlich wird durch diese Verhältnisse im Vereine mit den in der Zelle bestehenden Bedingungen und Bewegungen (vgl. II, § 140) erzielt, dass der physikalische Einfluss der Schwerkraft in der Vertheilung der specifisch schwereren Körper (Zellkern, Chlorophyllkörner etc.), sowie der specifisch leichteren (Vacuolen, Oeltropfen etc.) gewöhnlich nicht oder wenig bemerklich wird. Ebenso

---

1) Stahl, Bot. Zeitung 1880, p. 297.

2) Schimper, Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. 16, p. 203.

3) Haberlandt, Bericht d. botan. Gesellschaft 1886, p. 209.

4) Moore, Journal of the Linnean Society 1888, Bd. 24, p. 200. — Dass die Formänderung der Chloroplasten von Micheli entdeckt wurde, ist Bd. II, p. 784 mitgetheilt.

5) Ueber die mechanische Wirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen siehe auch Bd. II, § 29, 128.

6) Pfeffer, Untersuch. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1886, Bd. 2, p. 189; A. Zimmermann, Beiträge z. Morpholog. u. Physiologie d. Pflanzenzelle 1893, p. 68.

pflegt sich die Plasmamasse, die specifisch schwerer als der Zellsaft ist, auch dann nicht in dem erdwärts gewandten Ende der Zelle anzusammeln, wenn sie auf eine Wandschicht reducirt ist. In diesen und anderen Fällen spielt übrigens bei der Herstellung des Gleichgewichtszustandes auch die Oberflächenspannung u. s. w. eine hervorragende Rolle (vgl. II, § 140).

Immerhin kommt in vielen Zellen eine Ansammlung der im Protoplasma befindlichen grösseren Calciumoxalatkrystalle und Stärkekörner, sowie der mit diesen verketteten Chloroplasten und Leucoplasten an der erdwärts gerichteten Seite der Zelle zu Stande[1]). Eine solche Anhäufung der Stärkekörner wird z. B. zumeist in den Zellen der Stärkescheide, sowie der Wurzelhaube gefunden, und nach der inversen Aufstellung des Organes kann man bei manchen Objecten (bei günstigen Temperaturverhältnissen)[2]) schon nach wenigen Minuten den Beginn, nach 10—20 Minuten die Vollendung der physikalischen Umlagerung der Stärkekörner beobachten. Unter diesen Umständen werden also die Stärkekörner (bezw. die Chloroplasten etc.), wie schon Dehnecke fand, in dauernder Bewegung sein, wenn das Organ mit Hilfe des Klinostaten in $^1/_2$—1 Stunde einmal um seine horizontal liegende Längsachse gedreht wird. Es ist also auch verständlich, dass sich z. B. in einer horizontal liegenden Internodialzelle der Characeen die von dem Plasmastrom mitgeführten, schwereren Körper jedesmal in merklicher Weise der Zellwand nähern, wenn sie die erdwärts gewandte Flanke der Zelle passiren[3]).

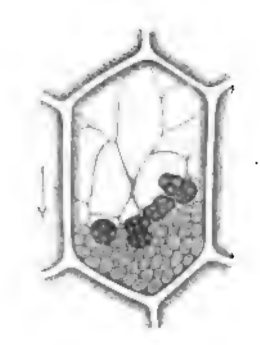


Fig. 81. Blattzelle von Calypogeia trichomanis, die einer Centrifugalwirkung von 1400 g unterworfen war, deren Richtung durch den Pfeil angegeben ist. An dem centrifugalen Ende haben sich die Chloroplasten, die (grösseren) Oelkörper, sowie die Cytoplasmamasse, mit Ausnahme eines sehr dünnen Wandbelags und einiger Plasmafäden, angesammelt. Verg. 700. (Nach Andrews.)

Durch genügende Steigerung der Massenbeschleunigung (der Centrifugalkraft) werden auch die stärkefreien Chloroplasten, der Zellkern, sowie, bei Vorhandensein von Zellsaft, das Cytoplasma so weit nach dem centrifugalen Ende der Zelle getrieben, dass nur eine äusserst dünne Wandschicht und einzelne oder eine grössere Zahl von sehr dünnen Plasmafäden oder Schaumlamellen erhalten bleiben (Fig. 81)[4]). Auch das in den Chloroplasten von Vaucheria etc.

---

1) C. Dehnecke, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper 1880, p. 10; H. Heine, Bericht. d. botan. Gesellschaft 1885, p. 189, Landwirthsch. Versuchsstat. 1888, Bd. 35, p. 170. Neuerdings wurde die Senkung der Stärkekörner mit der Auslösung der geotropischen Reizung in Verbindung gebracht (II, p. 642) und näher verfolgt von Němec, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 108, 127; Bericht d. botan. Gesellsch. 1902, p. 342; Haberlandt, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1902, p. 190; Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, p. 487.

2) Die Verzögerung der Senkung mit der Erniedrigung der Temperatur (vgl. z. B. Němec, l. c. 1901, p. 129) ist eine naturgemässe Folge davon, dass der Widerstand (die innere Reibung) des umgebenden Mediums mit der Abnahme der Temperatur zunimmt. Vgl. z. B. W. Ostwald, Zoologische Jahrb. 1903, Bd. 18, p. 3.

3) Nägeli, Beiträge z. wissenschaftl. Bot. 1860, Heft 2, p. 67—74.

4) D. M. Mottier, Annals of Botany 1899, Bd. 13, p. 325; F. M. Andrews, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. 38, p. 1; Miehe, Flora 1901, p. 109.

eingeschlossene Oel wird centrifugal mitgerissen, während sich freie Oeltröpfchen und Oelmassen an der entgegengesetzten (centripetalen) Seite der Zelle anhäufen. Ein solcher Erfolg wurde von Mottier bei Cladophora, Spirogyra, Vaucheria, Haaren, überhaupt bei den meisten Zellen durch $^1/_2$ bis mehrstündige Anwendung einer Centrifugalkraft = 1900 g erzielt. Wenn unter diesen Umständen bei einigen sehr dünnfädigen Algen nur eine schwache Umlagerung des Zellinhalts beobachtet wurde, so dürfte der Grund hierfür in dem geringen Durchmesser der Zelle, in Verbindung mit den Eigenschaften und der Anordnung des Zellinhalts, zu suchen sein. Ferner war offenbar in der Hauptsache die Anfüllung der Zellen mit Stärke und Proteinmassen die Ursache, dass Andrews bei den turgescenten Cotyledonen von Pisum und Vicia sativa, sogar bei einer Centrifugalwirkung von 4400 g, nur eine geringe Umlagerung des Zellinhalts beobachtete, die aber ansehnlich ausfiel, als mit der Fortentwickelung der Pflanze ein Theil der Reservestoffe entleert worden war. Nach allen diesen Erfahrungen ist es begreiflich, dass der Inhalt gewisser Zellen wohl bei einer Centrifugalkraft von 1900, aber nicht von 100 g, der Inhalt anderer Zellen aber schon durch eine geringere Massenbeschleunigung eine erhebliche Umlagerung erfährt.

Dass ein sehr dünner Wandbelag und sehr feine Plasmalamellen sogar bei einer Centrifugalwirkung = 4400 g erhalten bleiben, erklärt sich, wie hier nur angedeutet sein mag, daraus, dass die umgelagerten Massen gegen die Zellwand gestützt sind, also keinen Zug ausüben, dass ferner die Cohäsion der zudem der Zellhaut adhärirenden Wandschicht, mit der Verdünnung dieser, zunimmt, und dass die besagte Centrifugalwirkung bei kürzeren Zellen nicht ausreicht, um die osmotische Anpressung des Plasmaschlauches aufzuheben.

Abgesehen von den Characeen, die nach Mottier mit dem Abreissen der Chloroplasten geschädigt und getödtet wurden, hielten die anderen Versuchsobjecte die angewandten Centrifugalwirkungen und die erzielten Umlagerungen aus. Es gilt dieses auch für Spirogyra, deren Chlorophyllband durch die erhöhte Massenbeschleunigung an das eine Ende der Zelle getrieben war[1]. In den Blattzellen von Vallisneria, überhaupt in Zellen, in denen eine energische Plasmaströmung thätig ist, wurde die Umlagerung zum Theil in weniger als einer halben Stunde ausgeglichen, während zur Wiederherstellung bei Spirogyra einige Tage, bei Cladophora sogar eine bis einige Wochen nöthig waren. Noch langsamer verlief nach Andrews in den mit Reservestoffen erfüllten Cotyledonen von Helianthus, Cucurbita etc. die Wiederausgleichung, wenn die Wachsthumsthätigkeit verhindert war. Dass sich der Ausgleich in Folge der Wachsthumsthätigkeit der Keimpflanze schneller vollzog, wird offenbar durch die Entleerung der Reservestoffe und die hiermit verknüpften Bewegungsthätigkeiten verursacht. Aus diesen Erfahrungen

---

1) Nach Dehnecke (l. c. p. 11) werden stärkehaltige Chlorophyllkörner, die am Klinostaten eine dauernde Umlagerung erfahren, bei länger fortgesetzter Drehung endlich, unter Ausstossung der Stärkeeinflüsse, deformirt. Es ist aber nicht näher untersucht, ob dieses Resultat durch die fortwährende Lagenänderung oder durch andere Umstände herbeigeführt wird. — Auf die Dauer wird übrigens eine hohe Centrifugalwirkung und die durch diese bewirkten Umlagerungen nicht ertragen werden. Eine gewisse Wachsthumsstörung wird nach Andrews (l. c. p. 21) auch schon durch eine kurzdauernde, intensive Centrifugalwirkung hervorgerufen.

ergiebt sich, wie schon früher (II, p. 738) erwähnt wurde, dass eine Störung der Gleichgewichtslage im Protoplasma, ohne eine besondere motorische Thätigkeit, nur langsam ausgeglichen wird.

Die intracellularen Umlagerungen durch eine höhere Centrifugalwirkung, die zuerst von Mottier und Andrews im Leipziger Institut verfolgt wurden[1]), lassen sich u. a. zur Ermittlung des relativen specifischen Gewichts der differencirten Inhaltsmassen nutzbar machen. Von den genannten Autoren wurde das specifische Gewicht des Cytoplasmas, sowie des Zellkerns höher gefunden, als das des Zellsaftes. In dem Nucleus kommt wiederum das relativ höhere specifische Gewicht den Chromatinfäden, sowie dem Nucleolus zu, der bei sehr hoher Centrifugalkraft öfters aus dem Zellkern herausgeschleudert wird (Andrews, l. c. p. 36; Mottier, l. c. p. 352). Wenn nach Němec[2]) der Zellkern in den Zellen der Wurzelhaube bei inverser Aufstellung zenithwärts wandert, so kann dieses somit nicht rein mechanisch, durch sein geringeres specifisches Gewicht bewirkt werden. Müssen wir auch dahingestellt lassen, ob diese Bewegung durch die entgegengesetzt gerichtete Umlagerung der Stärkekörner (II, p. 789) verursacht wird, so haben wir doch zunächst dem sich aufwärts bewegenden Zellkern negative Geotaxis zuzuschreiben.

Ferner erwiesen sich als specifisch schwerer die stärkefreien Chloroplasten, sowie alle Chromatophoren, mit Ausnahme derer im Blumenblatt von Caltha palustris, die sich nach Andrews (l. c. p. 37) an der centripetalen Seite der Zelle sammeln. Durch die centrifugale Wanderung der Oelkörper der Lebermoose (vgl. Fig. 81, p. 789) wird aber bestätigt, dass diese eben nicht allein aus fettem Oel bestehen, das, wie schon erwähnt, in centrifugaler Richtung wandert[3]). Eine Scheidung durch hohe Centrifugalkraft wird, analog wie in der Milch, auch im Milchsaft der Pflanze erzielt (Andrews, l. c. p. 24).

In wie weit eine transitorische Umlagerung oder eine solche, die durch eine zulässige Centrifugalwirkung dauernd erhalten wird, die gesammte oder die localisirte Thätigkeit der Pflanze beeinflussen, ist noch nicht näher untersucht. Uebrigens vermochte Mottier (l. c. p. 331, 357) durch die einseitige Anhäufung des Plasmas, in dem Bd. II, p. 44 Anm. gekennzeichneten Sinne, eine inäquale Zelltheilung herbeizuführen, und Miehe[4]) gelang es, durch Centrifugalwirkung die Polarität der Spaltöffnungsanlage im Blatte gewisser Monocotylen umzukehren.

B. Geotactische Reactionen.

Nach den vorliegenden, wenig ausgedehnten Studien sind gewisse freibewegliche Organismen mit geotactischer Reizbarkeit ausgestattet. So reagiren nach Fr. Schwarz[5]) Euglena viridis und Chlamydomonas pulvisculus, nach Aderhold[6]) ausserdem Haematococcus lacustris und in geringem Grade die Schwärmer von Ulothrix tenuis negativ geotactisch. Ebenso verhält sich nach

---

1) Es wurde hierzu die in Bd. II, p. 572 erwähnte Centrifuge verwandt.

2) Němec, Ber. d. bot. Gesellsch. 1902, p. 344. Vgl. dazu Andrews, l. c. p. 35.

3) Vgl. Andrews, l. c. p. 34, sowie dieses Buch, Bd. I, p. 478 Anm.

4) Miehe, Flora 1901, p. 109.

5) Fr. Schwarz, Ber. d. botan. Gesellsch. 1884, p. 51.

6) R. Aderhold, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. 1888, N. F. Bd. 15, p. 321. Massart, Bullet. d. l'Academ. royale de Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 164;

Massart[1]) Chromulina Woroniniana bei 15—20 C., während bei 5—7 C. eine positiv geotactische Bewegung eintritt. Vielleicht dient ein solcher geotactischer Stimmungswechsel häufiger dazu, um locomotorische Organismen (unabhängig von der Beleuchtung) zu veranlassen, sich, je nach dem Ausmaass der Temperatur, in tiefere oder höhere Wasserschichten zu begeben[2]). Allerdings wurden von Aderhold[3]) Euglena viridis und Chlamydomonas pulvisculus bis 0° immer nur negativ phototactisch gefunden.

Bei Oscillarieen und Diatomeen konnte Aderhold (l. c. p. 322) keine Geotaxis constatiren, die vielleicht in geringem Grade gewissen Desmidieen zukommt[4]). Ferner sind Polytoma uvella[5]) und verschiedene Infusorien[6]) Beispiele von chlorophyllfreien Objecten, die geotactisch reagiren. Auch wurde von Massart (l. c.) eine Art von Spirillum negativ, eine andere Art unter denselben Bedingungen positiv geotactisch befunden[7]). Hinwiederum geht nach Stahl[8]) eine geotactische Reactionsfähigkeit den Plasmodien der Myxomyceten ab, die nach diesem Forscher mit dem Herannahen der Fruchtkörperbildung desshalb aus dem Substrate hervortreten, weil in diesem Entwickelungsstadium an Stelle des bisherigen positiven Hydrotropismus ein negativer tritt. Ob das Protoplasma in gewissen hautumkleideten Zellen durch eine geotactische Sensibilität zu einer bestimmt gerichteten Wanderung veranlasst wird (II, p. 643), oder ob in manchen Fällen der Zellkern eine activ geotactische Bewegung ausführt (II, p. 791), ist noch nicht sichergestellt.

Von einer geotactischen Reizbewegung kann aber nicht die Rede sein, wenn ein Organismus, der bis dahin vermöge seines specifischen Gewichts im Wasser sank, durch die autogene Verminderung seines specifischen Gewichts ein rein mechanisches Aufsteigen herbeiführt (II, p. 698). Eine solche rein mechanische Wirkung liegt auch dann vor, wenn einfach die Lage des Schwerpunktes verursacht, dass die Körperachse und damit die Bewegungsrichtung eines Schwärmers (II, p. 701) parallel zum Lothe gerichtet wird[9]). Dass aber die

---

P. Jensen, Botan. Centralbl. 1893, Bd. 56, p. 20. — Die Versuche wurden im Dunkeln und zwar z. Th. in beiderseits offenen, mit Wasser gefüllten Capillaren ausgeführt. Fr. Schwarz beobachtete auch das Aufsteigen in mit Wasser durchtränktem Sand.

1) Massart, l. c. p. 164. Ueber den phototactischen Stimmungswechsel von Chromulina vgl. Bd. II, p. 773.

2) Ueber den geotactischen Stimmungswechsel von Infusorien siehe z. B. J. Sosnowsky, Bot. Centralbl. 1901, Bd. 88, p. 199.

3) Aderhold, l. c. p. 320. In den Versuchen von Schwarz (l. c.) hörte bei + 5—6° C. die geotactische Reaction auf.

4) Klebs, Biolog. Centralbl. 1885, Bd. 5, p. 360; Aderhold, l. c. p. 359.

5) Massart, l. c. p. 162.

6) Vgl. z. B. Massart, l. c. p. 166; Jensen, l. c.; Mendelsohn, Centralbl. f. Physiolog. 1895, Bd. 9, p. 374. — Für andere Thiere siehe z. B. J. J. Loeb, Centralbl. f. Physiolog. 1891, p. 429; 1893, Bd. 7, p. 304.

7) H. Zikes, Centralbl. f. Bacteriol., II. Abth. 1903, Bd. 11, p. 59.

8) Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 168. — Eine negative Geotaxis war von Rosanoff (Mém. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1869, Bd. 14, p. 149) und Baranetzki (ebenda 1876, Bd. 19, p. 322) angenommen, aber bereits von Strasburger (Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 71) bezweifelt worden.

9) Eine solche Ansicht vertritt Verworn, Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 122.

geotactischen Reizbewegungen nicht auf diese Weise erzielt werden, beweisen schon diejenigen Schwärmzellen, die sich trotz der excentrischen Lage des Schwerpunktes nicht geotactisch verhalten, sowie z. B. Chromulina, die, je nach der Stimmung, positiv oder negativ geotactisch reagirt. Auch müsste sich nach Jensen[1]) Euglena viridis vermöge der Lage des Schwerpunktes positiv und nicht, wie es in Wirklichkeit zutrifft, negativ geotactisch zeigen. Dass aber die Schwärmzellen sogar eine vermehrte Last zu heben vermögen, wurde schon früher erwähnt (II, p. 704). Bei dieser Gelegenheit ist auch mitgetheilt worden, dass Euglena viridis und Chlamydomonas pulvisculus entgegen ihren negativ geotactischen Bestrebungen erst dann zu Boden gerissen werden, wenn die Centrifugalkraft auf das 8fache gesteigert wird. Andererseits liegt nach Fr. Schwarz (l. c.) bei Chlamydomonas die geotactische Reizschwelle bei 0,2—0,3 g.

Ob die geotactische Reizung durch die Senkung von Inhaltskörpern, oder, wie Jensen annimmt (II, p. 644), durch die Druckdifferenz des Wassers, oder auf andere Weise zu Stande kommt, ist nicht sichergestellt (vgl. II, p. 640).

§ 148. Diffuse chemische Einwirkungen.

Wie alles vitale Geschehen, so sind auch die locomotorischen und intracellularen Bewegungen von dem Stoffumsatz im Organismus abhängig und kommen desshalb bei unzureichendem Betriebsstoffwechsel sogleich oder nach einiger Zeit zum Stillstand[2]). Das ist somit auch der Fall, wenn der Sauerstoff den aeroben Organismen entzogen wird, die aber in der Regel noch bei sehr weitgehender Luftverdünnung eine gewisse Bewegungs- und Wachsthumsthätigkeit aufrecht zu erhalten vermögen[3]). Andererseits wird bei den typischen Anaeroben durch Luftzutritt, und ebenso bei den Aeroben durch eine genügende Steigerung der Partiärpressung des Sauerstoffes, die Hemmung und Sistirung des Wachsthums und der Bewegung verursacht[4]). Die facultativ anaeroben Bacterien bieten aber nach den Untersuchungen Ritter's[5]) ein Beispiel dafür, dass bei Entziehung des Sauerstoffs die Bewegung bei Organismen sistirt wird, die sich auch anaerob entwickeln. Unter diesen Umständen bleiben diese Organismen somit bewegungslos, bis die ausgebildete Bewegungsfähigkeit durch den Zutritt von Sauerstoff activirt wird. Während in diesem Falle die motorische Thätigkeit ausgeschaltet wird, dürfte bei anderen Pflanzen durch die Sauerstoffentziehung zunächst das Wachsthum und erst späterhin die Bewegungsthätigkeit, insbesondere die Plasmaströmung, aufgehoben werden (vgl. II, § 141).

Naturgemäss muss die Entziehung der Nahrung, oder auch nur eines unentbehrlichen Nährstoffs, früher oder später die Verlangsamung und endlich

1) P. Jensen, Botan. Centralbl. 1893, Bd. 56, p. 21.
2) Vgl. z. B. Bd. I, p. 268, 577; Bd. II, p. 1, 76, 127, 340, 750.
3) Vgl. Bd. I, § 105, 31.
4) Siehe Bd. I, p. 548; II, p. 132.
5) G. Ritter, Flora 1899, p. 329. Siehe auch diesen Bd. II, p. 750.

das Aufhören der Bewegungsthätigkeit zur Folge haben. Letztere kommt begreiflicherweise vor dem Absterben zum Stillstand, doch scheint besonders die Plasmaströmung bei hungernden Pflanzen bis nahe an die Lebensgrenze fortgesetzt zu werden[1]. Es ist aber selbstverständlich, dass durch Zufuhr der Nahrung (bezw. des Sauerstoffes) die Bewegung beschleunigt oder wieder erweckt wird, wenn sie durch Nahrungsmangel (bezw. Sauerstoffmangel) verlangsamt oder sistirt war.

Um den Einfluss einer partiellen oder totalen Sauerstoffentziehung unter dem Mikroskop zu verfolgen, benutzt man bekanntlich eine der verschiedenartigen Gaskammern[2], aus der man den Sauerstoff ganz oder theilweise durch ein indifferentes Gas oder mit Hilfe der Luftpumpe entfernt. Die in Fig. 82 dargestellte einfache Gaskammer[3], die sich in meinem Institut vielfach als vortheilhaft bewährte, besteht aus einem Messingrahmen, in dessen Unterseite die Glasplatte *a* mit Siegellack eingesetzt ist. Die kreisförmige Oeffnung auf der Oberseite wird dann durch ein Deckglas *b*, oder, bei Evacuationsversuchen, durch eine genügend

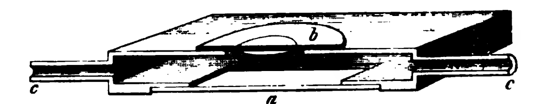


Fig. 82. Median halbirte Gaskammer in ca. 1/7 der natürl. Grösse.

starke Glasplatte geschlossen, die mittelst (mit Colophonium versetztem) Vaselin luftdicht aufgesetzt wird, und auf deren Innenseite das Versuchsobject im Hängetropfen untergebracht ist. Die Ansatzröhren *c* dienen zur Zu- und Ableitung des Wasserstoffs etc. oder zur Verbindung mit der Luftpumpe und dem Manometer, bei deren Anwendung man sehr leicht eine jede gewünschte Sauerstoffdichte herstellen oder durch wiederholtes Zuleiten von Wasserstoff und Evacuiren eine schnelle Entfernung des Sauerstoffs erzielen kann[4]. Nöthigenfalls lässt sich durch die Bewegungslosigkeit aerober Bacterien, die man in geringer Zahl dem Hängetropfen zugiebt, die Abwesenheit von Sauerstoff controliren[5]. Unter Umständen empfiehlt es sich, eine Recklinghausen'sche etc. Glaskammer anzuwenden, und

1) Siehe z. B. Kühne, Zeitschr. f. Biologie 1898, N. F. Bd. 18, p. 85; Ritter l. c. p. 355. Ueber Plasmaströmung in etiolirten Pflanzen siehe auch Bd. II, p. 751. — Wir lassen hier ausser Acht, dass öfters durch Hunger die Bildung von Dauerzuständen etc. veranlasst wird (vgl. Bd. II, p. 134, 248). Auch gehen wir nicht auf die durch Hunger verursachten Veränderungen im Plasma und in der Zelle ein. Ueber Infusorien etc. siehe H. Wallengren, Zeitsch. f. allgem. Physiol. 1902, Bd. 1, p. 67.

2) Beschreibung und Abbildungen verschiedenartiger Kammern finden sich z. B. bei A. Zimmermann, Das Mikroskop 1895, p. 220, 228, sowie in den Preislisten verschiedener Firmen.

3) Vgl. Botan. Zeitung 1887, p. 31 und Clark, Bericht d. botan. Gesellsch. 1888, p. 274.

4) Durch den genügend grossen Rauminhalt der Kammer ist dafür gesorgt, dass der Sauerstoff auch bei einer sehr geringen Partiärpressung nicht sobald erschöpft wird. Uebrigens lässt sich durch geeignete Vorrichtungen erzielen, dass durch die continuirliche Thätigkeit der Pumpe dauernd etwas Luft nachgezogen und der Druck und die Zusammensetzung der Luft in der Gaskammer constant erhalten werden. — Ueber die Entfernung des Sauerstoffs vgl. auch Bd. I, p. 542.

5) Ueber Bacterien als Reagens auf Sauerstoff vgl. Bd. I, p. 292.

durch Abschmelzen der Zuleitungsröhren einen absolut sicheren Abschluss herzustellen. Näheres über diese und andere Operationen, sowie über die Verwendung von absorbirenden Medien u. s. w., ist in den Originalarbeiten, besonders in denen von Ritter (l. c.), Kühne (l. c.) und Celakovsky (l. c.), nachzusehen. Selbstverständlich können derartige Kammern auch benutzt werden, um das Verhalten gegen verschiedenartige Gase u. s. w. zu prüfen.

Dass aerobe Bacterien, wenn man sie in grösserer Zahl unter Deckglas abschliesst, durch ihre Athmungsthätigkeit schnell den Sauerstoff consumiren und desshalb in wenigen Minuten die Bewegungsthätigkeit einstellen, die durch Sauerstoffzufuhr sofort wieder erweckt wird, ist bereits Bd. I, p. 292 mitgetheilt. Ausser diesen schnell reagirenden Arten giebt es auch Bacterien, die (wie auch gewisse andere, zugleich mit den Bacterien eingeschlossene Organismen) unter gleichen Bedingungen erst nach längerer Zeit bewegungslos werden. Analog verhalten sich die von Ritter[1]) untersuchten, facultativ anaeroben Bacterien, die ihre Bewegungsthätigkeit etwas länger in einer Nährlösung bewahren, die ihnen ein gutes anaerobes Wachsen gestattet. So kam z. B. Spirillum Finkler-Prior in Peptonlösung in 10 Min., in der mit Zucker versetzten Peptonlösung in 35—40 Min. zur Ruhe (Ritter, l. c. p. 342). Andererseits pflegen die obligat anaeroben Bacterien bei vollem Luftzutritt in $^1/_2$ bis 1 Stunde bewegungslos zu werden[2]).

Bei den übrigen aeroben chlorophyllfreien und chlorophyllhaltigen Organismen wird ebenfalls die locomotorische Thätigkeit durch die Sauerstoffentziehung z. Th. bald, z. Th. erst nach längerer Zeit sistirt[3]). So kamen in den Versuchen Celakovsky's (l. c. p. 27) (im Dunkeln) Pandorina morum in 11, Euglena viridis in 44, Pelomyxa palustris sogar erst in 72 Stunden zur völligen Ruhe. In den ausgedehnten Untersuchungen Clark's (l. c.) hörte nach Entziehung des Sauerstoffs die Plasmaströmung der Plasmodien, sowie der von Zellhaut umkleideten Protoplasten bei gewissen Pflanzen nach einigen Minuten, bei anderen erst nach 4 Stunden auf[4]). Bei den Characeen aber hält die Plasmaströmung gewöhnlich viel länger an, zuweilen sogar bis zu 19 Tagen[5]). Da bei den von Clark untersuchten Objecten ein Luft-

---

1) G. Ritter, Flora 1899, p. 329. Vgl. Bd. II, p. 793.

2) Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriol. 1893, Bd. 14, p. 841; Ritter, l. c. p. 345, sowie die in diesem Buche, Bd. I, p. 550 citirte Literatur.

3) J. Clark, Bericht. d. bot. Gesellsch. 1888, p. 278; L. Celakovsky, Ueber d. Einfluss d. Sauerstoffmangels auf d. Bewegung einiger aeroben Organismen 1898 (Sep. a. Bullet. internation. d. l'Academ. d. Bohême). Nach diesem Forscher (l. c. p. 28) reagiren die sensibeln Organismen, so lange sie sich noch bewegen, auch phototactisch.

4) Die Nothwendigkeit des Sauerstoffs für die Plasmaströmung wurde von Corti 1772 (citirt nach Meyen, Pflanzenphysiol. Bd. II, p. 224) entdeckt und späterhin zunächst von Kühne (Untersuch. ü. d. Protoplasma 1864, p. 88, 105 u. s. w.) und Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 49) verfolgt. Von neuen Studien sind besonders zu nennen: Clark, l. c.; Kühne, Zeitschr. f. Biolog. 1898, N. F. Bd. 18, p. 1; G. Lopriore, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 571; Bot. Centralbl. 1902, Bd. 89, p. 118; Demoor, Contribut. à l'étude d. l. physiolog. d. l. cellule 1894 (Sep. a. Archiv. d. Biologie Bd. 13); P. Samassa, Ueber d. Einwirkung von Gasen auf Pflanzen 1898 (Sep. a. Verh. d. naturhist. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 6); G. Ritter, l. c. p. 347; Josing, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 221. — Aus den Versuchen von J. K. Goebel (Ueber die Durchlässigkeit d. Cuticula 1903, p. 14) ist zu ersehen, dass die Plasmaströmung bei Einlegen in Oel nicht immer aufhört.

5) Kühne, l. c. p. 80; Ritter, l. c. p. 351. Aehnliche Beobachtungen auch schon bei Ewart, Linnean Society 1897, Bd. 33, p. 146, und Farmer, Annals of Botany 1896, Bd. 10, p. 288.

druck von 1—7 mm zur dauernden Unterhaltung der Plasmaströmung genügte[1], so ist es begreiflich, dass diese, nachdem sie durch Sauerstoffentziehung zum Stillstand gebracht worden war, schon durch eine geringe Partiärpressung des Sauerstoffs wieder erweckt wurde.

Da die Zeit, welche bis zum Eintritt der Sauerstoffstarre verstreicht, offenbar von dem jeweiligen Zustand des Objectes, sowie von den Versuchsbedingungen abhängt, so ist es nicht auffallend, dass die Angaben verschiedener Forscher z. Th. erheblich differiren. Indess dürfte die unvollständige Entfernung oder Fernhaltung des Sauerstoffs die Ursache sein, dass in den Versuchen Lopriore's[2]) die Plasmaströmung der Haare von Tradescantia, Cucurbita etc. weder in Wasserstoff, noch in Kohlensäure zum Stillstand kam. Die Kohlensäure übt übrigens nach den Erfahrungen verschiedener Forscher[3]) mit der Zeit einen schädlichen Einfluss aus, der indess nicht verhindert, dass die Plasmaströmung in einem Gasgemisch aus 80 Proc. Kohlensäure und 20 Proc. Sauerstoff lange anhält[4]). Abgesehen von Pelomyxa (II, p. 355) ist dagegen in keinem Falle ein nachtheiliger Einfluss des Wasserstoffs beobachtet worden. Dasselbe gilt für den Stickstoff. Auch Stickoxydul[5]) und Kohlenoxyd (II, p. 335) scheinen sich bei gewöhnlichem Luftdruck indifferent zu verhalten.

Dass die temporäre oder permanente anaerobe Fortdauer des Wachsens, der Plasmaströmung und anderer Partialfunctionen nicht auf der Verwendung einer (durch Speicherung von freiem Sauerstoff gewonnenen) Sauerstoffreserve beruhen kann, ist genugsam in Bd. I, p. 582 dargethan. Die gänzliche Vernachlässigung der Erfahrungen über die anaeroben Organismen ist aber offenbar die Ursache, dass Kühne[6]) die lange Fortdauer der anaeroben Plasmaströmung bei Chara durch die Annahme einer Sauerstoffreserve zu erklären sucht. Uebrigens lässt sich mit Hilfe der Bacterienmethode (I, p. 292) zeigen, dass auch Chara nach längerem anaerobistischem Aufenthalt im Dunkeln schon bei schwacher Beleuchtung sofort Sauerstoff ausscheidet, dass also auch unter diesen Umständen kein Sauerstoff im Inneren der Zelle gespeichert wird[7]).

---

1) Nach den Erfahrungen über die Athmung (vgl. Bd. I, p. 547) dürfte der Sauerstoff bei so geringer Dichte nicht mehr zur vollen Befriedigung des Athmungsbedürfnisses ausreichen.

2) Lopriore, l. c. 1895, p. 28; vgl. dagegen Samassa, l. c. p. 2. Nach Lopriore, l. c. 1902, p. 118 fällt das Resultat verschieden aus, je nachdem die Objecte am Morgen oder Abend zum Versuche verwandt werden. — Dass die jeweilige Stimmung bedeutungsvoll sein kann, beweist das ungleiche Verhalten der ätherisirten und nichtätherisirten Pflanzen gegen Licht (Bd. II, p. 769). Nach Josing (l. c. p. 221) kommt bei Entziehung des Sauerstoffs die Protoplasmaströmung schneller in den ätherisirten Objecten zum Stillstand.

3) Vgl. z. B. Samassa, l. c. p. 3, und die in Bd. II, p. 333 citirte Literatur.

4) Ein transitorischer Stillstand, den Lopriore (l. c. 1895, p. 573) bei Einwirkung eines solchen Gasgemisches beobachtete, tritt vielfach bei dem schnellen Wechsel der Aussenbedingungen ein. Ueber Accommodation an Sauerstoff u. s. w. vgl. z. B. Bd. II, p. 131, 337.

5) Samassa, l. c. p. 2; C. Kauffmann, Einwirkung d. Anaesthetica auf Pflanzen 1899, p. 16. Wenn Demoor (l. c. p. 35) eine Fortdauer der Strömung in Stickoxydul fand, so wird dieses wohl nicht frei von Sauerstoff gewesen sein.

6) Kühne, l. c. p. 92. Vgl. auch dazu die Widerlegung durch Ritter, l. c. p. 358.

7) Ritter, l. c. p. 350. — Die Inactivirung der Chlorophyllkörper (I, p. 349) war offenbar die Ursache, dass Pringsheim (Sitzungsb. d. Berliner Akadem. 1887, p. 769) durch Bacterien keine Sauerstoffproduction bei Beleuchtung einer Chara nachweisen konnte, die längere Zeit im Dunkeln verweilt hatte.

Auf die locomotorischen und intraplasmatischen Bewegungen wird, ausser den Nährstoffen, bis zu einem gewissen Grade jeder Körper einwirken, der einen Einfluss auf die vitale Thätigkeit ausübt. Im allgemeinen ist also zu erwarten, dass jedes Gift (II, § 72) bei genügender Concentration eine Verlangsamung der Bewegungen verursacht. Vermuthlich wird aber durch eine gewisse inframaximale Wirkung nicht nur eine transitorische oder permanente Beschleunigung der Athmung, des Wachsens etc.[1]), sondern auch der hier behandelten Bewegungen veranlasst, eine Beschleunigung, der vielfach eine vorübergehende Hemmung vorausgehen mag. Wenn diesen Voraussetzungen die Erfahrungen, die bei Einwirkung von Aether, Chloroform, Kohlensäure etc. gewonnen wurden[2]), zwar vielfach, aber nicht immer entsprechen, so ist das schon desshalb nicht wunderbar, weil der Erfolg von verschiedenen Factoren abhängt, so von der chemischen Qualität des Stoffes, von der Concentration, der Schnelligkeit des Einwirkens u. s. w. Uebrigens kann auch schon bei partieller Verdrängung der Luft durch den indifferenten Wasserstoff u. s. w. eine transitorische Hemmung und Beschleunigung ausgelöst werden[3]).

Es wurde bereits (II, p. 466) mitgetheilt, dass in den Blatttentakeln von Drosera die Plasmaströmung im hohen Grade durch alle diejenigen chemischen Reize beschleunigt wird, die eine Krümmungsbewegung auslösen. Ferner wird in dem Blatte von Vallisneria etc. die Plasmaströmung, ebenso wie durch verschiedene andere Eingriffe (II, p. 752), auch durch eine transitorische Chloroformirung[4]) und voraussichtlich durch mannigfache chemische Einwirkungen hervorgerufen.

Sehr leicht werden, wie lange bekannt ist, die Plasmaströmung und die locomotorischen Bewegungen durch Aether und Chloroform, aber auch durch Chloralhydrat und verschiedene andere Anaesthetica aufgehoben[5]). Das scheint in der Regel schon durch eine Einwirkung zu geschehen, durch die das Wachsthum noch nicht ausgeschaltet wird. Dagegen dürfte in manchen Fällen die phototactische, chemotactische u. s. w. Sensibilität früher sistirt werden, als die motorische Thätigkeit[6]). Uebrigens bedarf es im Licht einer höheren, im Dunkeln einer geringeren Aetherwirkung, um die Plasmaströmung zum Stillstand zu bringen (II, p. 769). Ausserdem ist schon (II, p. 769) mitgetheilt, dass im

---

1) Vgl. Bd. I, p. 409, 575; II, p. 127, 339, 752. [Ueber verschiedenartige chemische Einflüsse vgl. auch Ewart, On the physics and physiology of Protoplasmic Streaming 1903, p. 76.]

2) Thatsachen z. B. bei Demoor, l. c. p. 72; Lopriore, l. c. 1895, p. 573, 621; Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 680; Samassa, l. c. p. 2; Kühne, l. c. 1898, p. 36; Farmer u. Waller, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 74, p. 377; Kauffmann, l. c. p. 10; Josing, l. c. p. 223. — Ueber Flimmerepithel vgl. Verworn, Allgemeine Physiolog. III. Aufl. 1901, p. 384.

3) Vgl. Lopriore, l. c. p. 621; Kühne, l. c. 1898, p. 36.

4) Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 220.

5) Damit sich die Concentration des Aethers etc. im Hängetropfen nicht ändert, bringt man auf den Boden der Kammer eine grössere Menge Wasser mit gleichem Aethergehalt. Vgl. über Aetherwirkungen u. s. w. Bd. II, p. 345, 348.

6) Vgl. Bd. II, p. 751, 773. Ueber die Beeinflussung der Krümmungsbewegungen Bd. II, p. 534, 611. [Nähere Studien enthält die inzwischen erschienene Arbeit von Rothert, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 1.]

Dunkeln die Plasmaströmung still steht, wenn nicht Kohlensäure oder an deren Stelle eine geringe Menge einer anderen freien Säure vorhanden ist.

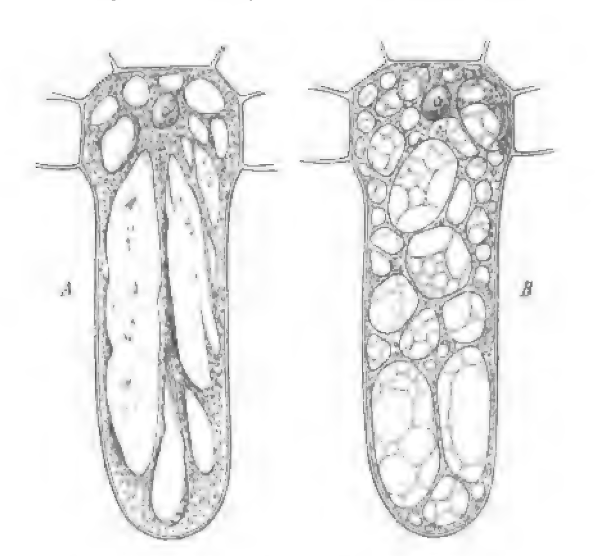


Fig. 83. Junges Wurzelhaar von Trianea bogotensis. *A* vor, *B* 1 Stunde nach der Behandlung mit sehr verdünnten Ammoniak. Vergr. 1000/1.

Durch die Steigerung der Säurewirkung, und zwar schon durch eine sehr geringe Menge von Salzsäure etc., wird die Plasmaströmung sistirt. Das geschieht auch durch geringe Mengen von Ammoniak und anderen starken Alkalien[1]). In beiden Fällen wird durch eine genügende Einwirkung eine Deformation des Protoplasmas bewirkt, die bei der Anwendung von Alkalien bis zur Bildung eines schaumigen Protoplasmas fortschreitet, ohne dass die Fähigkeit verloren ginge, nach Entfernung des Reagens die normale Gestaltung wieder herzustellen (Fig. 83). Durch Methylviolett und Bismarckbraun[2]), sowie durch Coffein[3]) etc., kann aber auch eine auffällige Deformation ohne Sistirung der Plasmaströmung hervorgerufen werden.

Vgl. ferner über die chemische Beeinflussung der Kern- u. Zelltheilung II, § 12, p. 744; der Kerngestaltung II, p. 712 Anm.; der Vacuolen II, p. 736.

§ 149. Chemotaxis und Osmotaxis.

Es wurde bereits in Bd. II, § 115 darauf hingewiesen, dass besonders bei verschiedenen locomotorischen Organismen durch eine anomogene Stoffvertheilung eine tropistische Reaction hervorgerufen wird, die wir, je nachdem die chemische Qualität oder die osmotische Leistung als Reiz empfunden wird, Chemo-

---

1) Klemm, l. c. p. 658. Die hemmende Wirkung von Ammoniak wurde schon beobachtet von Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 66, sowie von Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 392. Die Einwirkung verschiedener anderer Stoffe ist bei Dutrochet, Kühne, Hofmeister, Jürgensen (Studien d. physiologischen Instituts in Breslau 1861, I, p. 107), Klemm u. s. w. behandelt. — Ueber die leichte Alteration von Plasmodien vgl. Bd. II, § 136 und die dort citirte Literatur.

2) Pfeffer, Untersuch. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1886, Bd. II, p. 250. 262, 264.

3) Klemm, l. c. p. 665.

taxis oder Osmotaxis (Tonotaxis) nennen; Reactionen, die dann im näheren topischer oder phobischer Natur sein können (II, p. 755). An den citirten Stellen ist auch erörtert, dass und warum es nicht immer leicht ist, Chemotaxis und Osmotaxis auseinander zu halten, und dass es nicht in allen Fällen entschieden ist, ob eine topische oder eine phobische Chemotaxis bezw. Osmotaxis vorliegt. Bevor wir indess näher auf diese und andere Verhältnisse eingehen, sollen zunächst die hauptsächlichen Erfahrungen über das Vorkommen von Chemotaxis und Osmotaxis bei gewissen vegetabilischen Organismen mitgetheilt werden.

In methodischer Hinsicht handelt es sich immer darum, ein Concentrationsgefälle herzustellen. Das wird erreicht, wenn man nach meinem[1]) Vorgehen eine einseitig abgeschmolzene (oder anderweitig geschlossene) Glascapillare (von etwa 5—20 mm Länge und 0,03—0,1 mm Durchmesser) mittelst partieller

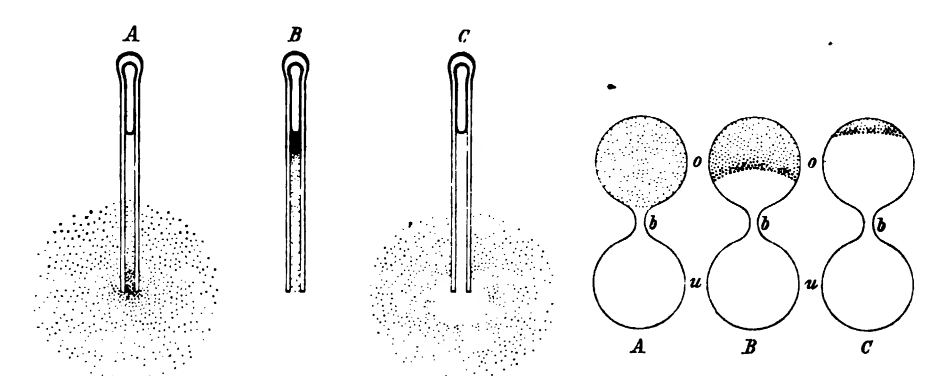


Fig. 84. In der mit 1% Fleischextractlösung gefüllten Capillare *A* haben sich die Bacterien in einigen Minuten in der angedeuteten Weise angesammelt. *B* zeigt eine Anhäufung der Bacterien gegen die in der Capillare befindliche Luftblase, welche nach längerer Zeit in Folge des Sauerstoffmangels und der aerotactischen Reizwirkung zu Stande kam. Die Capillare *C* ist mit angesäuerter Fleischextractlösung gefüllt, und die repulsive Wirkung der Säure hat bewirkt, dass sich die Bacterien in einigem Abstand vor dem Capillarmund anhäuften. (Vergr.)

Fig. 85 *A*. Ein Tropfen Meerwasser *o* mit Spirillum spec. und ein Tropfen destillirtes Wasser *u* wurden durch die Brücke *b* miteinander verbunden. Die Spirillen weichen vor dem destillirten Wasser zurück (*B*) und sammeln sich allmählich (*C*) da, wo das Wasser am reichsten an Salzen ist.

Evacuation oder auf andere Weise (durch Erwärmung, Capillaraufstieg und nachfolgendes Abschliessen etc.) theilweise mit der Lösung des zu prüfenden Stoffes oder Stoffgemisches füllt und diese Capillare mit dem offenen Ende in das (unter Deckglas befindliche oder unbedeckte) Wasser schiebt, das eine genügende

1) Pfeffer, Bericht d. bot. Gesellsch. 1883, p. 524, Untersuch. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 367, 451; 1888, Bd. 2, p. 585, 627. In diesen Arbeiten ist Näheres über die fernerhin vielfach angewandte Capillarmethode nachzusehen. Ebenso ist an diesen Stellen dargethan, wie und warum sich mit der Zeit, z. B. in Folge der fortschreitenden Diffusion, des Sauerstoffconsums etc. (vgl. Fig. 84), die Vertheilung der Organismen ändert. — Die mechanischen Strömungen, die bei horizontaler Lage der Capillare, besonders durch das Ausfliessen einer Lösung von höherem specifischen Gewicht, eintreten, werden vermieden, wenn man ein umgelegtes Mikroskop benutzt und die Capillare, mit der Oeffnung nach oben, in verticale Lage bringt. — Wie man die chemotactische Anlockung zum Einfangen und Einsammeln von Organismen anwenden kann, ist in den Tübinger Unters. Bd. II, 639 nachzusehen.

Menge des schwärmenden Organismus enthält. Sofern dieser nicht reagirt, tritt keine Ansammlung ein, die aber sehr bald in und um den Capillarmund bemerklich wird, wenn der Organismus energisch positiv chemotactisch ist (Fig. 84, *A* u. *B*)[1]. Verhält sich der Schwärmer aber negativ chemotactisch oder osmotactisch, so wird er von dem Capillarmund zurückweichen, und es wird natürlich eine Anhäufung in einem gewissen Abstand von dem Capillarmund eintreten (Fig. 84 *C*), wenn mit der zunehmenden Verdünnung der diffundirenden Lösung oder des Lösungsgemisches an Stelle der negativen eine positiv tropistische Reizwirkung tritt (vgl. II, p. 758).

Unter Umständen kann es vortheilhafter sein, das Concentrationsgefälle z. B. dadurch herzustellen, dass man ein Stückchen[2] oder mittelst einer Pipette ein Tröpfchen[3] des zu prüfenden Stoffes unter das Deckglas etc. bringt, oder indem man zwei benachbarte Wassertropfen, von denen der eine den Organismus, der andere den zu prüfenden Stoff enthält, durch eine Wasserbrücke verbindet (Fig. 85)[4], oder indem man in anderer Weise[5] für einen einseitigen Zutritt des Reizstoffes sorgt. Ein Concentrationsgefälle des Sauerstoffs, also die Bedingung für eine aerotactische Reizwirkung, wird natürlich dann geschaffen, wenn sich eine Luftblase in einer sauerstoffarmen Flüssigkeit befindet, oder wenn in einer solchen der Sauerstoff durch eine beleuchtete grüne Algenzelle etc. erzeugt wird (vgl. die Figuren in Bd. I, p. 293 u. 334).

Bei der Operation mit Plasmodien kann man diese nach dem Vorgehen Stahl's[6] auf einen Streifen Filtrirpapier bringen, der mit dem einen Ende in Wasser, mit dem anderen Ende in die zu prüfende Lösung taucht. Hierbei muss aber eine Wasserbewegung in dem Papierstreifen vermieden werden, die eine rheotropische Reaction auslösen könnte (II, § 152).

Samenfäden. Ausgezeichnet chemotactisch sind die Samenfäden der Farne[7], die nach einiger Zeit massenhaft ausschwärmen, wenn man eine Anzahl der mit reifen Antheridien besetzten (kleinen) Prothallien, nach schnellem Abspülen, in einem Wassertropfen liegen lässt. Auch dann, wenn die Flüssigkeit in der zugeschobenen Capillare nur 0,01 oder 0,1 Proc. Aepfelsäure (als Na-Salz etc.) enthält, tritt sogleich eine starke Anlockung und nach einiger Zeit eine sehr ansehnliche Ansammlung in der Capillare ein, und selbst bei 0,001 Proc. Aepfelsäure ist eine schwache positiv chemotactische Reaction zu erkennen. Gegenüber dieser sehr starken Reizwirkung der Aepfelsäure tritt die geringere

1) Ueber den Sinn von positiver und negativer Chemotaxis und Osmotaxis vgl. Bd. II, p. 581.

2) Ebenso wirken z. B. Fleischstückchen, Fliegenbeine etc. durch die herausdiffundirenden Stoffe. Vgl. z. B. Pfeffer, l. c. Bd. I, p. 467.

3) H. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 21, p. 264.

4) H. Massart, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 152.

5) Vgl. z. B. W. Garrey, American journal of Physiology 1900, Bd. 3, p. 295.

6) H. Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 156. — Ueber den Nachweis der Chemotaxis von Pilzfäden u. s. w. siehe Bd. II, p. 584.

7) Pfeffer, Bericht. d. bot. Gesellschaft 1883, p. 524, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen 1884, Bd. 1, p. 367; C. Voegler, Bot. Ztg. 1891, p. 641; R. Buller. Annals of Botany 1900, Bd. 14, p. 543.

Reizwirkung zurück[1]), die nach Buller (l. c.) z. B. Kaliumnitrat und Ammoniumphosphat ausüben. Dagegen wurde z. B. mit Ammoniumnitrat, Calciumchlorid, Zuckerarten, Asparagin, Glycerin auch von Buller kein chemotactischer Erfolg erzielt. Wenn ich seinerzeit auch solche Stoffe wirkungslos fand, denen nach Buller ein schwacher positiv chemotactischer Reizwerth zukommt, so erklärt sich dieses daraus, dass ich mit nicht genügend concentrirten Lösungen arbeitete und zudem zumeist nach dem negativen Erfolg mit Stoffgemischen urtheilte, bei denen aus verschiedenen Gründen die schwache chemotactische Wirkung einzelner Bestandtheile eliminirt sein kann (vgl. Buller, l. c. p. 548, 571).

Ebenso wie die active wirkt auch die inactive Aepfelsäure (Pfeffer, l. c. Bd. 2, p. 654), und zwar wurde für die freie Aepfelsäure und die neutralen Salze derselbe Schwellenwerth gefunden (Pfeffer, l. c. p. 381; Voegler, l. c. p. 659). Dagegen hat der Diäthylester der Aepfelsäure, in dem die Aepfelsäure nicht als Ion vorhanden ist, keine chemotactische Wirkung (Pfeffer, l. c. p. 371). Wenn bei Steigerung der Concentration die freie Aepfelsäure, aber nicht deren Salze eine repulsive Wirkung ausüben, so handelt es sich hierbei um einen Reactionserfolg, der auch durch Citronensäure und andere freie Säuren, vermuthlich nach Maassgabe der Acidität (der H-Ionen), zu Stande kommt (Pfeffer, l. c. p. 387; Buller, l. c. p. 567). Auch stärker alkalische Flüssigkeiten, sowie genügend concentrirte Lösungen bewirken eine gewisse Repulsion, die aber öfters nur anfangs hervortritt und die nicht verhindert, dass allmählich eine grössere Zahl der Samenfäden in die Capillare eintritt, in der sie bald bewegungslos werden und mit der Zeit absterben[2]). Die Samenfäden sind also nicht mit einem Reactionsvermögen ausgestattet, das sie alle schädlichen Medien vermeiden lässt. In der That steuern dieselben auch dann in eine Capillare, wenn diese neben etwas Aepfelsäure Quecksilberchlorid etc. enthält, also ein Gift, das den Tod herbeiführt (Pfeffer, l. c. p. 388).

Bei diesen Samenfäden ist leicht zu erkennen, dass die positive Chemotaxis auf einer typischen topotactischen Reaction beruht[3]). Das gilt augenscheinlich auch für die negative Chemotaxis, die durch freie Säuren veranlasst wird. Dagegen ist es noch nicht näher ermittelt, ob die durch concentrirte Lösungen verursachte (osmotactische) Repulsion eine topotactische oder phobotactische Reaction vorstellt (vgl. auch II, p. 757).

Für die Samenfäden von **Selaginella** ist ebenfalls Aepfelsäure, für die Samenfäden der **Laubmoose** dagegen Rohrzucker das hauptsächliche Reizmittel, das ebenfalls schon in einer 0,001 proc. Lösung eine eben merkliche topochemotactische Anlockung verursacht[4]). Ferner werden die Samenfäden der

---

1) Etwas stärker, doch viel schwächer als Aepfelsäure, wirkt Maleinsäure, Pfeffer, l. c. Bd. I, p. 382; Bd. II, p. 655.

2) Pfeffer, l. c. p. 385. Dass Buller (l. c. p. 555) nur schwache oder gar keine Repulsion angiebt, erklärt sich daraus, dass dieser Autor weniger die transitorische Repulsion beachtete, und dass thatsächlich, je nach der Ausführung des Versuchs, der Effect verschieden ausfällt.

3) Vgl. auch Rothert, Flora 1901, p. 388.

4) Pfeffer, l. c. 1884, p. 422, 430. Vermuthlich erfahren auch die Samenfäden

Lebermoose, der Sphagnaceen, sowie von Marsilia augenscheinlich durch chemotactische Reizung in das Archegonium geführt, doch sind die wirksamen Reizstoffe noch nicht präcisirt[1]). Ob die Samenfäden der Fucaceen, wie Bordet annimmt, nur durch eine Contactreizung an der Oberfläche des Eies festgehalten und angehäuft werden (vgl. II, p. 754), oder ob ausserdem ein chemotactischer Reiz anlockend wirkt, ist noch nicht aufgeklärt[2]). Weiter ist noch fraglich, ob die Samenfäden von Chara eine chemotactische Reizung erfahren, die augenscheinlich die copulirenden Schwärmer von Chlamydomonas, sowie von Ulothrix zonata nicht auf einander ausüben[3]). Bei diesen scheint das Zusammentreffen in zweckentsprechender Weise dem Zufall überlassen zu sein. Thatsächlich ist es auch nicht auffallend, dass, ebenso wie bei der Uebertragung des Blüthenstaubes auf die Narbe, bei der Zusammenführung der locomotorischen Sexualzellen verschiedene Mittel nutzbar gemacht sind[4]). Jedenfalls dient aber auch die chemotactische Lockung zunächst nur dazu, die Samenfäden bis zur Eizelle zu lenken, denn ob eine Verschmelzung eintritt, das hängt immer von den specifischen Eigenschaften der Protoplasten ab (II, p. 745). Eine Verschmelzung unterbleibt demgemäss, wenn durch die chemotactischen Eigenschaften, die bei allen Farnkräutern übereinstimmen, die Samenfäden einer Art in das Archegonium einer anderen Art gelenkt und bis zur innigen Berührung mit der Eizelle gebracht werden (Pfeffer, l. c. 1884, Bd. I p. 421; Voegler, l. c. p. 693)[5]). Bei der überwiegenden Reizwirkung der Aepfelsäure ist aber kaum zu bezweifeln, dass die Lockung in das Archegonium der Farnkräuter im wesentlichen durch diesen Stoff bewirkt wird, der sich auch bei den Farnkräutern in ziemlicher Menge findet (Pfeffer, l. c. p. 884; Buller, l. c. 1900, p. 570).

Bacterien. Bei den beweglichen Bacterien, die alle Abstufungen von sehr hoher bis zu sehr geringer Empfindlichkeit bieten, werden sowohl die chemotactischen, als auch die osmotactischen Reactionen auf phobotactische Weise aus-

---

der Laubmoose durch verschiedene andere Stoffe eine schwache chemotactische Reizung. Ueber einige besondere Eigenschaften der Samenfäden der Laubmoose vgl. Pfeffer, l. c.

1) Pfeffer, l. c. 1884, Bd. 1, p. 435, 434, 1888, Bd. 2, p. 655. — Ueber den Befruchtungsvorgang bei den Lebermoosen vgl. auch Strasburger, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 402; Leitgeb, Flora 1885, p. 330.

2) Thuret, Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV. sér., Bd. 2, p. 17; Bordet, Bullet. d. l'Academ. Royal. d. Belgique 1894, 3. sér., Bd. 27, p. 889; Farmer u. Williams, Philosophic. transactions 1898, Bd. 190, p. 633, 643; Buller, Quarterly Journal of Microscopical Science 1902, Bd. 46, p. 148.

3) Pfeffer, l. c. 1884, p. 438, 441.

4) Vgl. Pfeffer, l. c. 1884, p. 447. — Es ist also wohl möglich, dass eine chemotactische Reizbarkeit den Samenfäden von Rana (Massart, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1888, 3. sér., Bd. 15, Nr. 5 und 1889, Nr. 8) und Echinus (Buller, Quarterly Journal of Microscop. Science 1902, Bd. 46, p. 151) abgeht, dagegen nach Otto Löw (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1902, Bd. 111, Abth. 3, p. 118) den Samenfäden der Ratte zukommt.

5) Ueber die Bedeutung der Chemotaxis für das Eindringen von Pilzfäden vgl. Bd. II, p. 583.

geführt[1]). Auf sehr empfindliche Bacterienarten üben die meisten Stoffe eine gewisse positiv chemotactische Wirkung aus, die begreiflicher Weise oft nicht bemerklich wird, wenn das Verhalten unempfindlicherer Bacterien gegenüber schlechten Reizstoffen geprüft wird[2]). Bei den meisten Bacterien haben sich als besonders gute Reizstoffe Pepton und Kaliumsalze erwiesen, die es auch bedingen, dass Fleischextract einen hohen Reizwerth besitzt. Dieser pflegt aber z. B. bei Natriumsalzen, Calciumsalzen, Asparagin, Harnstoff geringer, zum Theil sehr viel geringer zu sein, und für Glycerin ist noch keine positiv chemotactische Reizung beobachtet worden, während viele, vielleicht sogar alle Bacterien auf Sauerstoff stark reagiren.

Besonders empfindliche Organismen sind Bacterium termo[3]) und Spirillum undula, bei denen die Reizschwelle schon durch eine Capillarflüssigkeit erzielt wird, die 0,001 Proc. Pepton, Kaliumchlorid oder Fleischextract enthält. Dagegen sind z. B. Spirillum serpens, volutans, Bacillus subtilis und besonders Spir. Finkler-Prior viel weniger empfindlich. Zu den specifischen Eigenheiten gehört es, dass Bact. termo sehr stark, Spir. undula dagegen sehr schwach durch Dextrin angelockt werden[4]), während nur einzelne Bacterienarten durch Aether chemotactisch gereizt werden[5]). Ferner wird eine solche Reizwirkung durch Schwefelwasserstoff speciell auf Chromatium Weissii und vermuthlich auf andere Schwefelbacterien ausgeübt[6]), während die sonst ziemlich unempfindlichen Typhus- und Cholerabacillen[7]) durch Kartoffelsaft stark angelockt werden.

Bei steigender Concentration von Neutralsalzen wird auf Bacterium termo keine nennenswerthe, auf Spirillum undula eine starke, auf andere Arten im allgemeinen eine zwischen diesen Extremen liegende, negativ chemotactische oder osmotactische Wirkung ausgeübt[8]). Besonders stark repulsiv wirken freie Säuren (vgl. II, p. 801), die schon bei geringer Concentration verursachen, dass sich Spirill. undula in einiger Entfernung vom Capillarmund ansammelt. Eine schwächere repulsive Wirkung wird durch freie Alkalien, unter Umständen auch durch Alkohol oder Aether[9]), erzielt. Ferner bewirkt schon die Partiärpressung des Sauerstoffs in der Luft eine Repulsion von Spirill. undula und serpens. Schwefelbacterien, sowie anaerobe Bacterien reagiren noch leichter, ja zum Theil so leicht negativ gegenüber Sauerstoff, dass unter den gewöhnlichen Bedingungen eine positiv chemotactische Reaction gar nicht bemerklich wird, die wohl bei den meisten, jedoch nicht bei allen Bacterien nachweisbar ist[10]).

---

1) Siehe Bd. II, p. 757.

2) Näheres bei Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 582.

3) Was unter Bacterium termo verstanden wird, ist bei Pfeffer, l. c. p. 590 nachzusehen. Ueber die Veränderlichkeit der Eigenschaften vgl. II, p. 763.

4) Pfeffer, l. c. p. 606.

5) Rothert, Flora 1901, p. 380.

6) M. Miyoshi, Journal of the College of Science, University Tokyo 1897, Bd. 10, p. 169.

7) Pfeffer, l. c. p. 615; Ali-Cohen, Centralbl. f. Bacteriolog. 1890, Bd. 8, p. 164.

8) Pfeffer, l. c. p. 621. Ebenda p. 638 sind Versuche mitgetheilt, nach denen auch die Bacterien keine allgemeine Reactionsfähigkeit besitzen, die sie Gifte vermeiden lässt. Vgl. dieses Buch Bd. II, p. 801.

9) Rothert, l. c. p. 380.

10) Ueber Aerotaxis oder Oxygenotaxis vgl. Bd. II, p. 582 Anm., sowie Engelmann,

Da Bact. termo kaum negativ osmotactisch und chemotactisch reagirt, so dringt es sogar in concentrirtere Lösungen von Chlorkalium, Zucker etc. in ansehnlicher Menge ein, während Spirillum undula schon bei mässiger Concentration (osmotischer Wirkung) zurückprallt (Pfeffer, l. c.). In wie weit die repulsiven Wirkungen concentrirter Lösungen durch osmotactische oder chemotactische Reizung bedingt sind, wird fernerhin (§ 150, 151) beleuchtet werden.

Flagellaten, Volvocineen etc. Von den farblosen Flagellaten reagiren verschiedene chemotactisch und osmotactisch und zwar im wesentlichen auf dieselben Stoffe wie die Bacterien[1]). So kommt z. B. Bodo saltans, Trepomonas agilis, Hexamitus rostratus ungefähr dieselbe positiv chemotactische Empfindlichkeit zu, wie den sensibelsten Bacterien, während unter anderm Hexamitus intestinalis nur schwach, Astasia proteus und Tetramitus rostratus nicht merklich reagiren. Ferner geht den untersuchten grünen Flagellaten, abgesehen von der Aerotaxis[2]), eine positiv chemotactische Eigenschaft ab, die sich aber im geringen Grade, und zwar gegenüber den schon erwähnten Stoffen, bei einigen chlorophyllführenden Volvocineen findet (Pfeffer, l. c.).

Durch dieselben Reizstoffe, welche bei den Bacterien eine positiv phobochemotactische Reaction veranlassen, wird aber bei den genannten Flagellaten, wie sich leicht erkennen lässt, eine typische topochemotactische Reaction ausgelöst[3]). Ebenso verhalten sich die Zoosporen von Saprolegnia[4]), für welche die Phosphate einen hervorragenden Reizwerth besitzen. Auch zählen der positive und der negative Chemotropismus der Pilzfäden, die im wesentlichen auf dieselben Stoffe wie die Bacterien und Flagellaten reagiren (II, p. 584). zu den topotropistischen Bewegungen. Zu diesen gehört offenbar auch die repulsive Wirkung, die bei verschiedenen Flagellaten (auch bei den Pilzfäden), in ähnlicher Weise wie bei den Bacterien, in einem specifisch verschiedenen Grade durch verdünnte Säuren veranlasst wird[5]). Nähere Untersuchungen werden aber zu entscheiden haben, ob alle Flagellaten etc. topisch reagiren, und

---

Pflüger's Archiv 1881, Bd. 26, p. 541; Beyerinck, Centralbl. f. Bacteriolog. 1893, Bd. 14, p. 835; 1895, II. Abth., Bd. 1, p. 111; Rothert, l. c. p. 377. — Eine chemotactische Reizbarkeit durch Sauerstoff geht den Samenfäden der Farne (Pfeffer, l. c. 1884, p. 372) und den Schwärmsporen von Saprolegnia ab (Rothert, Cohn's Beiträg. z. Biolog. 1892, Bd. 5, p. 341; Stange, Bot. Ztg. 1890, p. 139).

1) Pfeffer, l. c. 1888, p. 615, 625, 595.

2) Ueber die Reizwirkung des Sauerstoffs auf Euglena viridis siehe R. Aderhold. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888, Bd. 22, p. 314.

3) Vgl. Rothert, Flora 1901, p. 388, sowie dieses Buch, Bd. II, p. 754, 799.

4) Rothert, l. c. p. 388. Ueber die wirksamen Reizstoffe siehe Stange, Bot. Ztg. 1890, p. 124. Nach Rothert (l. c. p. 375) ist nur das zweite Schwärmstadium dieser Zoosporen chemotactisch reizbar. — Die Reizstoffe, durch welche die Schwärmer der Chytridiaceen angelockt werden, sind noch nicht ermittelt. Vgl. Pfeffer, l. c. 1888, p. 648. — Nach W. Benecke (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 534) sind die farblosen Diatomeen chemotactisch und aerotactisch reizbar.

5) Pfeffer, l. c. 1888, p. 625. Nach W. Garrey (Americ. journal of Physiology 1900, Bd. 3, p. 291) reagirt Chilomonas auf verdünnte Säuren positiv topochemotactisch, auf concentrirte Säuren und verschiedene andere Stoffe phobochemotactisch.

in wie weit die osmotropischen Reizbewegungen[1]), die auch bei diesen Organismen in ähnlicher Weise ausgebildet sind wie bei den Bacterien, durch eine topische oder phobische Action ausgeführt werden. Bemerkt sei noch, dass die Infusorien[2]) durch die genannten Stoffe im allgemeinen nicht chemotactisch gereizt werden, dass aber wenigstens gewisse Arten durch verdünnte Säuren (auch durch Kohlensäure) zu einer positiv, durch concentrirtere Säuren zu einer negativ chemophobotactischen Reaction veranlasst werden.

Myxomyceten. Nach Stahl[3]) werden die Plasmodien durch Loheauszug zu einer positiv chemotactischen Kriechbewegung veranlasst, und nach Stange[4]) scheinen verschiedene Körper auslösend zu wirken. Nach Stange werden ferner die Schwärmzellen von Aethalium und Chondrioderma durch verchiedene Stoffe, in hervorragender Weise durch Milchsäure, Buttersäure, Aepfelsäure, angelockt. Eine stärkere saure Reaction, sowie concentrirte Lösungen u. s. w. üben aber auf diese Schwärmer, sowie auf die Plasmodien eine repulsive Wirkung aus. Beiläufig sei bemerkt, dass auch die animalischen Leucocyten durch verschiedene Körper chemotactisch gereizt werden, und dass durch derartige Reizwirkungen bestimmt gerichtete und physiologisch bedeutungsvolle Wanderungen im Innern des Körpers verursacht werden können[5]).

§ 150. Fortsetzung.

Aus II, § 149 ist zu ersehen, dass durchaus nicht bei allen, auch nicht bei allen chlorophyllfreien Organismen, eine chemotactische Reizbarkeit ausgebildet ist, die aber da, wo sie vorhanden ist, wohl geeignet erscheint, um eine Ansammlung an Orten zu fördern, die günstige Nahrung bieten, oder um z. B. die Samenfäden zur Eizelle zu lenken[6]). In dieser Hinsicht ist bereits (II, p. 802) das Nöthige gesagt, und weiter ist II, p. 759 darauf hingewiesen, dass auch die Phobochemotaxis zur Erzielung einer Ansammlung ausreicht, dass aber durch die Topochemotaxis wohl im allgemeinen eine sicherere Lenkung der Samenfäden zur Eizelle zu erreichen ist[7]). Ferner ist schon (II, p. 759, 801) hervorgehoben,

1) Vgl. hierüber auch Massart, Archives de Biologie 1889, Bd. 9, p. 531; Bullet. d. l'Academ. royale d. Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 148.

2) S. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 21, p. 320; Americ. Journal of Physiology 1900, Bd. 3.

3) Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 155. Ueber die Methodik siehe diesen Band II, p. 800. In Bezug auf die Mechanik und das Zustandekommen solcher Richtungsbewegungen vgl. Bd. II, § 136, p. 758, 761. — Bei den Acrasieen konnte E. Olive (Proceedings of the Boston Soc. of Natural History 1902, Bd. 30, p. 469) Chemotaxis nicht sicher nachweisen.

4) Stange, Bot. Ztg. 1890, p. 155.

5) Vgl. z. B. Verworn, Allgem. Physiologie III. Aufl. 1901, p. 451.

6) Da es sich nicht allein um Lenkung zur Nahrung handelt, und da ferner, wo es auf Nahrungsgewinn abgesehen ist, doch nicht ein jeder Nährstoff als Chemotropicum wirkt, so ist es wohl nicht zweckmässig, mit Stahl (Bot. Ztg. 1884, p. 165) die Bezeichnung Trophotropismus (Trophotaxis) anzuwenden.

7) Dass allgemein chemische Reize eine grosse Rolle spielen dürften, ist Bd. II, p. 223, 581 betont. — Ueber die historische Entwickelung unserer Kenntnisse vgl. Bd. II, p. 583, 810.

dass nur gewisse Organismen, und diese nur gegenüber bestimmten Stoffen (z. B. Säuren) oder gegenüber hohen Concentrationen, mit einer negativ chemotactischen oder osmotactischen Reizbarkeit ausgestattet sind, die sie vor dem Eindringen in eine schädliche oder tödtliche Lösung bewahrt.

Weiter ist bereits (II, p. 581, 649) die Differenz des chemotactischen und osmotactischen Reizanstosses auseinander gesetzt und betont worden, dass Chemotaxis und Osmotaxis auf der Ausbildung von zwei specifischen Sensibilitäten beruhen, die sich, wie auch die in II, § 149 mitgetheilten Thatsachen zeigen, sowohl vereint wie isolirt finden. Auch ist schon (II, p. 582) erörtert, warum es besonders dann, wenn eine repulsive Wirkung erst bei höherer Concentration eintritt, nicht immer leicht ist, die chemotactischen und osmotactischen Wirkungen auseinander zu halten.

Eine Reizwirkung durch die chemische Qualität liegt aber ohne Frage dann vor, wenn der Organismus nur auf einzelne Stoffe reagirt, oder wenn die tactische Reaction schon bei einer Verdünnung eintritt, bei der eine osmotische Reizung noch nicht in Frage kommt. Demgemäss handelt es sich z. B. bei der Anlockung der Farnspermatozoiden durch Aepfelsäure, der Bacterien und Flagellaten durch Pepton, Kaliumsalze u. s. w. unzweifelhaft um eine positiv chemotactische Bewegung.

Wenn auch nach den in II, § 149 mitgetheilten Erfahrungen wohl ein jeder der sensibeln Organismen durch mehr als einen Stoff chemotactisch gereizt wird, so kann doch in manchen Fällen die Reizwirkung eines einzelnen Stoffes derart überwiegen, dass sie practisch allein oder fast allein in Betracht kommt. In diesem Sinne sind bei den Samenfäden der Farne die Aepfelsäure, bei den Samenfäden der Laubmoose der Rohrzucker die specifischen Reizstoffe. Sofern aber die Samenfäden von Lebermoosen, Sphagnaceen, Marsilia, wie es scheint, chemotactisch reizbar sind (II, p. 801), dürfte ihr Empfindungsvermögen sehr eng begrenzt sein, da durch die bisher geprüften Stoffe und Stoffgemische keine sichere Anlockung erzielt wurde. Eine solche wird aber bei den Bacterien und Flagellaten (II, p. 803) durch zahlreiche und verschiedenartige Körper hervorgerufen, denen freilich ein sehr ungleicher Reizwerth zukommt. Dabei ist beachtenswerth, dass eine Gruppirung der Körper nach ihrer relativen Reizwirkung auf Bacterien, Flagellaten, Volvocineen, Zoosporen von Saprolegnia, sowie auf Pilzfäden, wie schon aus den II, p. 803, 584 erwähnten, specifischen Eigenheiten folgt, zwar nicht dieselbe, aber doch in vielen Fällen eine in den Hauptzügen ähnliche Anordnung ergiebt.

Aus dem Gesagten ist zugleich zu ersehen, dass die Ausbildung einer hohen Sensibilität für Aepfelsäure (Samenfäden der Farne) oder Rohrzucker (Laubmoose) nicht die Ausbildung der Reizbarkeit durch Pepton oder Kaliumsalze bedingt, welche im allgemeinen die besten Reizstoffe für Bacterien etc. sind, die auf Aepfelsäure und Rohrzucker nur mässig reagiren. Die empirischen Erfahrungen, insbesondere die II, p. 802 mitgetheilten specifischen Eigenthümlichkeiten, zeigen aber, dass der relative Reizwerth der Stoffe in gewissem Grade oder auch weitgehend modificirbar ist. So werden z. B. nur gewisse Bacterien durch Schwefelwasserstoff angelockt, und auf eine Bacterienart wirkt das in der Regel nur schwach reizende Dextrin im höchsten Grade chemotactisch. Derartige specifische Eigenheiten geben sich ferner darin kund, dass den Samen-

fäden der Farne die Aerotaxis (Oxygenotaxis) abgeht (II, p. 804 Anm.), während sehr viele Bacterien, aber doch nicht alle durch Sauerstoff stark chemotactisch gereizt werden (II, p. 803). Weiter sind Infusorien und Euglena (II, p. 804) aerotactisch, obgleich sie auf andere Stoffe nur wenig (Infusorien) oder gar nicht reagiren (Euglena).

In jedem Falle wird durch solche Eigenheiten und Differenzen eine Verschiedenheit des Reactionsvermögens oder, wie wir zunächst sagen dürfen, der Sensibilität gekennzeichnet. Damit bleibt aber unentschieden, ob die Perceptionsprocesse, die bei einem bestimmten Organismus durch differente Stoffe hervorgerufen werden, in allen Fällen dieselben sind. Nach den an anderer Stelle (II, p. 628) mitgetheilten Erfahrungen dürfte eine solche Uebereinstimmung, in Bezug auf die durch Fleischextract, sowie durch Aether ausgelöste positiv chemotactischen Reizungen nicht bestehen. Auch muss es wahrscheinlich dünken, dass den durch freie Säuren, vielleicht auch den durch Sauerstoff bewirkten Reizungen andersartige primäre Wechselwirkungen (Perceptionsprocesse) zu Grunde liegen, als etwa den durch Pepton oder Kalisalze hervorgerufenen Auslösungen. Indess ist bei der derzeitigen Unbekanntschaft mit den sensorischen Vorgängen nicht wohl eine sichere Entscheidung zu treffen, da auch nicht bekannt ist, in wie weit die durch andersartige Reizanstösse bewirkten tropistischen Reizprocesse übereinstimmen oder verschiedenartig sind. Es ist aber wohl anzunehmen, dass die Ausbildung einer auf einen bestimmten Stoff bezw. Zweck berechneten, chemotactisch reizbaren physiologischen Structur es unvermeidlich mit sich bringt, dass auch eine Reihe von anderen Stoffen in eine Wechselwirkung treten, die eine chemotactische Reaction im Gefolge hat (vgl. II, p. 171). So ist es zu verstehen, dass z. B. Bacterien auf Rubidiumsalze und Anilinblau, die Samenfäden der Farne auf Maleinsäure, dass überhaupt Organismen chemotactisch auf Stoffe reagiren, die es in der freien Natur gar nicht giebt, oder die doch practisch nicht in Frage kommen (Pfeffer, l. c. 1888, p. 649).

Wie bei anderen Vorgängen (Ernährung, Giftwirkung etc.) so ist natürlich auch bei der Chemotaxis die physiologische Wirkung stets von der chemischen Qualität des Stoffes abhängig (vgl. Bd. II, p. 349), wenn wir auch aus der bekannten chemischen Structur nicht ableiten können, warum die Aepfelsäure auf die Samenfäden der Farne, der Rohrzucker auf die Laubmoosspermatozoiden, Pepton und Kaliumsalze auf Bacterien u. s. w. eine so hervorragende Reizwirkung ausüben. Sofern aber ein Körper dissociirt, wird es sich, analog wie in Gemischen, und wie es (II, p. 350) in Bezug auf die Giftwirkung auseinandergesetzt ist, zunächst darum handeln, in wie weit die Reizung von den undissociirten Molecülen oder von den einzelnen Ionen ausgeht. Aus der Erfahrung, dass die Spermatozoiden der Farne durch die freie Aepfelsäure und ihre Salze gleich stark gereizt werden, dass aber z. B. Chlornatrium, Chlorammonium etc., ferner der Diäthylester der Aepfelsäure unwirksam sind (II, p. 801), folgt, dass speciell dem Aepfelsäure-Ion die Reizung zufällt. Nach solchen Principien (vgl. Bd. II, p. 350) lassen sich auch die oben angeregten Fragen in Bezug auf andere Salze entscheiden, doch halte ich es nicht geboten auf einige Schlussfolgerungen hinzuweisen, die sich aus den Untersuchungen Buller's (l. c. p. 562) für Farnspermatozoiden, ferner zum Theil auch aus meinen Studien (l. c. 1888) für

Bacterien ableiten lassen. Die generelle repulsive Wirkung der Säuren muss aber von den dissociirten H-Ionen abhängen, wenn, wie es scheint (II, p. 801, 803), diese Wirkung durch den Dissociationsgrad bemessen wird (vgl. II, p. 351).

§ 151. Fortsetzung.

In den bisher untersuchten Fällen besteht in der Regel kein Zweifel darüber, dass die Anlockung durch die chemische Qualität des Stoffes, also durch eine positiv chemotactische Reizung veranlasst wird. Vermuthlich wird aber auch bei gewissen Organismen die Befähigung zu einer positiven Osmotaxis ausgebildet sein (vgl. II, p. 581), auf der es vielleicht beruht, dass nach Massart[1] gewisse marine Bacterien und Flagellaten aus der verdünnten Lösung zum Meerwasser wandern, und dass nach Stahl[2]) das Plasmodium der Myxomyceten unter Umständen von der verdünnteren zur concentrirteren Zuckerlösung kriecht.

Da viele Organismen bei genügender Steigerung der Concentration negativ osmotactisch reagiren, so wird immer zu entscheiden sein, in wie weit eine beobachtete Repulsion durch negative Osmotaxis oder Chemotaxis, bezw. durch das Zusammenwirken beider, verursacht ist. Wird indess durch keine Steigerung der Concentration eine Repulsion hervorgerufen, so fehlen natürlich die beiden negativen Reactionen, wie das nach meinen Beobachtungen annähernd bei Bacterium termo[3]), nach Massart bei einem Meeresspirillum[4]), sowie bei verschiedenen Flagellaten, Polytoma uvella, Euglena viridis etc. und Infusorien[5]) zutrifft, die demgemäss ohne Anstand in die mit der concentrirten Lösung eines Neutralsalzes gefüllte Capillare steuern, wenn sie durch die positiv chemotactische Wirkung des Inhalts angelockt werden. Dagegen erfahren u. a. Spirillum undula und Bodo saltans durch Lösungen von Neutralsalzen, deren osmotische Leistung etwa 0,5—1,0 Proc. Kaliumnitrat entspricht, eine repulsive Wirkung, während z. B. Trepomonas agilis und Spirillum volutans etwas weniger empfindlich sind, d. h. erst durch Lösungen von höherer osmotischer Leistung zum Zurückweichen und zum Ansammeln in einigen Abstand vom Capillarmund veranlasst werden[6]).

Wenn also ein Körper schon in einer Lösung von geringerer osmotischer Leistung repulsiv wirkt, so kann das nur auf negativer Chemotaxis beruhen.

---

1) Massart, Bullet. d. l'Academ. royale d. Belgique 1891, 3. sér., Bd. 22, p. 152. Vgl. Bd. II, Fig. 85, p. 799. — Es fehlt freilich, ebenso wie in den Versuchen Stahl's, der exakte Nachweis, dass es sich nicht um Chemotropismus handelt.

2) Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 166.

3) Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1888, Bd. 2, p. 626.

4) Massart, 1891, l. c. p. 153.

5) Massart, Archives d. Biologie 1889, Bd. 9, p. 560. — Es ist stets zu beachten, dass das Reactionsvermögen dieser Organismen recht verschieden ausgebildet sein kann (II, p. 763). So fand ich (l. c. p. 614) bei der von mir benutzten Polytoma uvella eine deutliche Repulsion. Uebrigens habe ich gelegentlich auch Culturen des sonst so sensibeln Spirillum undula beobachtet, die fast gar nicht chemotactisch reagirten.

6) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 626, 601, 614; Massart, l. c. Ueber die Samenfäden der Farne siehe dieses Buch, Bd. II, p. 801: Ueber die Folgen des Antagonismus von Attraction u. Repulsion siehe Bd. II, p. 800.

Das gilt z. B. für freie Säuren. Denn schon durch 0,1 Proc. (bezw. 0,2 Proc.) Citronensäure wird die chemotactische Anlockung überwunden, die eine Beigabe von 0,19 Proc. KCl (bezw. 0,01 Proc. Aepfelsäure) auf Spirillum undula (bezw. Samenfäden der Farne) ausübt[1]. Ebenso ist es zu erklären, dass nach Massart (l. c. 1889, p. 525, 526) z. B. Cyankalium und Calciumnitrat schon in hypoosmotischen Lösungen eine Repulsion verursachen. Auch geht aus dem II, p. 803 Gesagten ohne weiteres hervor, dass der Sauerstoff vermöge seiner chemischen Qualität (durch negative chemotactische Reizung) das Zurückweichen von Bacterien etc. veranlasst.

Das Verhalten verschiedener Bacterien gegen Sauerstoff ist zugleich ein Beispiel dafür, dass bei steigender Concentration an Stelle der positiven eine negativ chemotactische Reaction tritt[2]. Eine solche Umwendung bewirkt bei den Samenfäden der Farne die Aepfelsäure. Die Erfahrung, dass die Repulsion bei der in Frage kommenden Concentration nur durch die freie Säure, aber nicht durch deren Neutralsalze hervorgerufen wird, zeigt aber, dass der Erfolg in diesem Falle aus der positiv chemotactischen Wirkung des Aepfelsäuremolecüls und der negativ chemotactischen Wirkung der H-Ionen resultirt (II, p. 807). Naturgemäss muss aber nicht ein jedes positive Chemotacticum mit genügender Erhöhung der Concentration negative Chemotaxis hervorrufen; und umgekehrt setzt diese nicht voraus, dass der Stoff auch positiv chemotactisch wirkt (vgl. II, § 124). So wird durch freie Citronensäure, Salzsäure etc. bei den Samenfäden der Farne, ebenso z. B. bei Spirillum undula nur negative Chemotaxis ausgelöst. Auch verhalten sich gewisse Bacterien gegen Sauerstoff offenbar nur desshalb immer negativ chemotropisch, weil die negative Reizschwelle schon bei geringer Concentration dieses Chemotropicums eintritt. Andererseits übt selbst eine 15proc. Lösung von Rohrzucker, dieses specifischen Reizstoffes, keine repulsive Wirkung auf die Samenfäden der Moose aus[3]. Vermuthlich wird überhaupt, bei Fortbestehen der positiven Chemotaxis, in vielen Fällen die Umkehrung allein, oder doch in der Hauptsache, durch die mit der Concentration schneller zunehmende negative Osmotaxis erzielt.

Durch die positive Chemotaxis kann, sofern dieselbe genügend energisch ist, das gleichzeitig ausgelöste, negativ osmotactische Bestreben ganz überwunden oder doch so beeinflusst werden, dass der Beginn der Repulsion verzögert, also erst durch eine hyperosmotische Lösung hervorgerufen wird. Dagegen wird die Repulsionsschwelle durch eine hypoosmotische Lösung erzielt, wenn der angewandte Stoff schon bei geringerer Concentration eine negativ chemotactische Bewegung auslöst. Die resultirende Repulsionsschwelle wird demgemäss unter Umständen sehr erheblich von dem Werthe abweichen, den die osmotactische Reizung für sich erzielen würde. Es ist desshalb von vornherein zu erwarten, dass die Lösungen verschiedener Körper, welche eine eben merkliche Repulsion bei Bacterien und Flagellaten hervorrufen, nicht genau isosmotisch sind, da diese Organismen durch die meisten Stoffe im geringeren oder höheren

1) Pfeffer, l. c. 1888, p. 627; l. c. 1884, p. 387.
2) Vgl. über dieses und das Folgende Pfeffer, l. c. 1888, p. 621 ff.
3) Pfeffer, l. c., 1884, p. 432.

Grade chemotactisch gereizt werden (II, p. 803). Dass aber noch andere Momente die osmotactische Schwelle verschieben, bezw. den osmotactischen Reizerfolg ganz eliminiren können, zeigt die Erfahrung, dass Glycerin[1]) auf die osmotactischen Organismen zumeist keine Reizwirkung ausübt. Auch ist nicht zu vergessen, dass sich zwei Reizungen nicht einfach summiren, dass also auch die osmotische Stimmung durch die anderweitigen Einflüsse mehr oder minder modificirt werden kann (II, § 121, 122).

Nachdem Engelmann[2]) die repulsive Wirkung des Sauerstoffs erkannt hatte, wurde von mir[3]) nachgewiesen, dass bei genügender Concentration eine Repulsion durch mancherlei Stoffe verursacht wird. Dabei stellte sich heraus, dass diese Repulsion entweder auf einer typischen, negativen Chemotaxis beruht, oder schlechthin durch die Concentration, aber, wie z. B. die Unwirksamkeit des Glycerins zeigt, doch in einer bestimmten Abhängigkeit von der Qualität des Stoffes ausgelöst wird. Massart[4]) fand dann, dass z. B. Kaliumnitrat, Chlorkalium, Ammoniumphosphat, überhaupt eine grössere Zahl von Stoffen, in isosmotischer Lösung, also vermöge ihrer osmotischen Leistung, ungefähr gleichstark repulsiv wirken. Hat auch Massart solche vergleichende Studien nur an Spirillum undula und Bacillus megatherium[5]) durchgeführt, so sprechen doch die allgemeinen Beobachtungen entschieden dafür, dass bei anderen reactionsfähigen Organismen analoge Verhältnisse obwalten. Die stärkere Repulsion durch Cyankalium, Calciumnitrat u. s. w. ist aber, wie schon (II, p. 809) erwähnt wurde, auf die ansehnliche, negativ chemotactische Reizwirkung dieser Stoffe zu schieben. Die geringere Repulsivwirkung der Saccharose und Dextrose, sowie die Wirkungslosigkeit des Glycerins, sind nach Massart[6]) dadurch zu erklären, dass durch die schnelle Aufnahme dieser Stoffe die Depression des Turgors und damit die osmotactischen Reizbedingungen vermindert oder verhütet werden. Wenn nun auch mancherlei für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht, so ist durch vergleichende Studien doch noch nicht festgestellt, ob allgemein mit der Beschleunigung der Aufnahme (mit dem Unter-

---

1) Pfeffer, l. c. 1888, p. 626; Massart, l. c. 1891, p. 528, 559.

2) Engelmann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1881; Bd. 26, p. 541; Bot. Ztg. 1881, p. 442. — Ueber die Entwickelung unserer Kenntnisse über die Chemotaxis siehe II, p. 583.

3) Pfeffer, Bericht. d. botan. Gesellschaft 1883, p. 524, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1884, p. 385, 453; ebenda 1888, Bd. 2, p. 621. — Stahl, Bot. Ztg. 1884, p. 166 lässt die abstossende Wirkung von Zuckerlösung auf das Plasmodium von Aethalium ebenfalls nicht durch die chemische Qualität zu Stande kommen, sondern durch die wasseranziehende Wirkung des Stoffes.

4) Massart, Archiv. d. Biologie 1889, Bd. 9, p. 529. Die benutzten Bacterien etc. reagirten auf die meisten Stoffe chemotactisch. Es würde also bei denselben auch ohne die Zugabe von etwas Kaliumcarbonat, die Massart anwandte, der Antagonismus von Attraction und Repulsion hervorgetreten sein.

5) Die Repulsionsschwelle wurde durch Lösungen der obengenannten Stoffe erzielt, deren osmotische Leistung einer Kaliumnitratlösung entsprach, die 0,005—0,006 Moleculargewicht in 1 Liter enthielt, vgl. Bd. I, p. 128. — Die Reactionsfähigkeit des von Massart benutzten Spirillum undula ist augenscheinlich etwas verschieden von dem von uns benutzten Spirill. undula. Vgl. Rothert, Flora 1901, p. 413 Anm.

6) Massart, l. c. p. 528. Vgl. auch Rothert, Flora 1901, p. 409. Nach Miyoshi (Bot. Ztg. 1894, p. 17) scheint Glycerin auch auf Pilzfäden nicht repulsiv zu wirken.

bleiben oder der schnellen Ausgleichung der Plasmolyse) die negativ osmotactische Reizwirkung eines Stoffes abnimmt.

Eine empirische Entscheidung ist aber nothwendig, weil die Verminderung und Aufhebung der Repulsion nicht immer auf dieselbe Weise zu Stande kommen muss[1]. Factisch wird z. B. eine phobotactische Reaction durch verschiedenartige Umstände ausgelöst oder auch verhindert (II, p. 753). Auch wurde bereits (II, p. 650) darauf hingewiesen, dass möglicherweise bei gewissen Organismen als tactischer Reiz die ungleiche Vertheilung eines Stoffes im Inneren empfunden wird, die bei einem eindringenden Stoff so lange fortbesteht, als in der umgebenden Flüssigkeit ein Concentrationsgefälle vorhanden ist.

Die Erfahrungen, dass die Plasmolyse bei gewissen Bacterien nicht, bei anderen schnell oder langsam ausgeglichen wird[2], lassen sich zu maassgebenden Schlussfolgerungen schon desshalb nicht ohne weiteres verwenden, weil möglicherweise diese Eigenschaften nicht constant sind (vgl. II, p. 763), und weil specifische Eigenthümlichkeiten gegenüber einem bestimmten Stoffe bestehen können. Eine solche Eigenheit, die darin zum Ausdruck kommt, dass sich die beiden von Massart benutzten Versuchsbacterien im allgemeinen gleich verhalten, dass aber auf Bac. megatherium Asparagin etwa so stark wie Kaliumnitrat, auf Spirill. undula in den angewandten Concentrationen aber gar nicht repulsiv wirkt, beruht vielleicht darauf, dass Asparagin speciell in Bac. megatherium besonders schnell eindringt.

Da aber eine negativ osmotactische Reaction nur eintritt, wenn eine entsprechende Sensibilität ausgebildet ist, so ist es begreiflich, dass es auch Organismen giebt, die nicht repulsiv beeinflusst werden, obgleich sie bei dem Eintritt in eine genügend concentrirte Lösung stark plasmolysirt werden[3]. Andererseits reagirt z. B. nach Massart (l. c. p. 562) Tetramitus rostratus negativ chemotactisch, obgleich er in ganz hervorragendem Maasse die Fähigkeit besitzt, sich sogleich, ohne Hemmung seiner Bewegungsthätigkeit, an concentrirte Lösungen zu accommodiren. Jedenfalls kann man also nicht schlechthin, wie es A. Fischer (l. c. p. 116) thut, aus dem Eintritt oder Nichteintritt der Plasmolyse auf die Befähigung oder Nichtbefähigung zu einer negativ osmotactischen Reaction schliessen. Vielmehr müssen in jedem Einzelfalle die besonderen Bedingungen ermittelt werden, welche die leicht überwindbare oder die nachhaltige Repulsion herbeiführen. Diese wird übrigens (wie auch die negative Chemotaxis) öfters schon durch Lösungen veranlasst, in welchen der Organismus existenzfähig ist. Natürlich hängt es in jedem Falle von den Eigenheiten und der Accommodationsfähigkeit ab, ob der Uebertritt in die concentrirtere Lösung eine geringe oder eine ansehnliche Störung der Bewegungsthätigkeit verursacht, oder ob diese dauernd sistirt wird, und ob der Organismus schneller oder langsamer zu Grunde geht[4].

Als Resultante aus Attraction und Repulsion, gleichviel wie diese verursacht werden, ergiebt sich stets eine Ansammlung in einer Gleichgewichtszone

---

1) Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass die Wirkungslosigkeit des Glycerins nicht dadurch bedingt ist, dass sich bei allen Concentrationen positive Chemotaxis und negative Osmotaxis äquilibriren. Vgl. Pfeffer, l. c. 1888, p. 622.

2) Vgl. A. Fischer, Vorlesungen ü. Bacter. 1903, II. Aufl., p. 24, 116. — Ueber das Zustandekommen der Turgorregulation siehe Pfeffer, Pflanzenphysiolog. II. Aufl., Bd. 1, p. 121, 415; Bd. II, p. 137, sowie H. v. Mayenburg, Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. 36, p. 381.

3) Einige Thatsachen sind aus den Angaben bei Massart, Jennings u. s. w. zu entnehmen.

4) Dass durch die chemotactische Reizung die Bewegungsschnelligkeit modificirt werden kann, ist Bd. II, p. 760 erwähnt.

(II, p. 800), die, je nach den specifischen Eigenthümlichkeiten, näher oder ferner von dem Ausgangspunkt des diffundirenden Stoffes (des Capillarmundes etc.) zu liegen kommt, so dass eine Separirung der verschieden reagirenden Arten erzielt wird. Da sich aber die Bedingungen allmählich durch die mit der Diffusion fortschreitende Verdünnung, durch den Sauerstoffconsum, durch die Stoffwechselproducte, durch die Accommodation an das Medium u. s. w. ändern, so treten Verschiebungen in den Gruppirungen ein, die auch dazu führen können, dass der eine Organismus den anderen verdrängt, oder dass die eingefangenen Organismen unter Umständen die Capillare wiederum verlassen[1]). Naturgemäss kann eine chemotactische Attraction auch durch die Stoffwechselthätigkeit veranlasst werden. So wird nach Jennings[2]) das Zusammenwandern von Paramaecium durch die Reizwirkung der producirten Kohlensäure verursacht.

Da die behandelten Reizerfolge, wie sich aus den allgemeinen Erörterungen in Bd. II, p. 754 ergiebt, sowohl durch topische als auch durch phobische Reactionen erzielbar sind, so kann nur empirisch entschieden werden, ob in einem bestimmten Falle die eine oder die andere Reactionsweise oder Combinationen beider vorliegen. In dieser Hinsicht sind eingehende vergleichende Studien noch nicht angestellt, doch ist aus II, § 149 zu ersehen, dass die Samenfäden der Farne (wohl auch die von Moosen und von Selaginella), ferner bestimmte Flagellaten, sowie die Zoosporen von Saprolegnia positiv und augenscheinlich auch negativ chemotopotactisch reagiren, dass aber erst näher ermittelt werden muss, in wie weit die negativ osmotactischen Reactionen dieser Organismen topischer oder phobischer Natur sind. Dagegen scheinen die bisher untersuchten Bacterien, die übrigens durch dieselben Stoffe wie die fraglichen Flagellaten gereizt werden, nur phobische Reactionen auszuführen. Die tropistischen Krümmungen der Pilzfäden sind aber wiederum topischer Natur. Gleiches gilt augenscheinlich für die positiv chemotactischen Bewegungen der Plasmodien, bei denen es aber fraglich ist, ob die negative Chemotaxis und Osmotaxis durch eine topische oder phobische Bewegung vermittelt werden (vgl. II, p. 758, 761).

Wenn nun schon, wie aus dem Mitgetheilten (II, p. 806) zu entnehmen ist, öfters Zweifel darüber bestehen, ob von einem Stoffe nur eine einzelne oder verschiedenartige chemische Reizwirkungen ausgehen, so ist doch noch weniger über die unmittelbaren Reizbedingungen und Perceptionsprocesse bekannt. Die Sachlage ist in der Hauptsache in Bd. II, 649 dargelegt[3]). Auch ist II, p. 592 erörtert, dass und warum die osmotropischen und die hydrotropischen Reizungen auf denselben Sensibilitäten beruhen können, aber, wenigstens in bestimmten Fällen, nicht zu beruhen scheinen.

Im Anschluss an die allgemeinen Erörterungen (II, § 120—127; p. 762)

---

1) Näheres bei Pfeffer, l. c. 1888, p. 639; 1884, p. 472. Weitere Beispiele bei Massart, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1891, III. sér., Bd. 22, p. 157; Beyerinck, Centralbl. f. Bact. 1893, Bd. 14, p. 827; II. Abth. 1895, Bd. 1, p. 111; 1897, Bd. 3, p. 1; M. Yegounow, Archiv. d. scienc. biolog. d. l'Institut imper. d. médecine d. St. Pétersbourg 1895, Bd. 3, p. 381; Centralbl. f. Bacteriologie 1898, Abth. II, Bd. 4, p. 97.

2) H. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 31, p. 318. — Vgl. auch Pfeffer. l. c. 1888, p. 619. — Ueber andere Fälle siehe Bd. II, § 155.

3) Ueber Localisation der Sensibilität vgl. auch Bd. II, p. 761.

sollen hier noch einige Thatsachen über Schwellenwerth, Unterschiedsempfindung, Einfluss der Reizintensität etc. mitgetheilt werden.

Bei den sensibeln Organismen genügt schon eine sehr geringe Menge eines guten Reizstoffes, um eine eben merkliche Reaction auszulösen. Diese tritt bei den Samenfäden und Bacterien schon ein, wenn die gesammte Capillarflüssigkeit nur $^1/_{100}$ millionstel mgr Aepfelsäure bezw. Pepton enthält[1]), eine Menge, von der wiederum nur ein sehr geringer Bruchtheil in Contact mit dem zu reizenden Organismus kommt. Immerhin ist dieses minimale Quantum des Reizstoffes nicht verschwindend gegenüber dem winzigen Organismus, da ein Samenfaden etwa $^1/_4$ millionstel, ein Bact. termo etwa $^1/_{500}$ millionstel mgr wiegen mag. Eine negativ osmotactische Reaction wurde dagegen bei den sensibelsten Bacterien erst durch eine Lösung hervorgerufen, deren osmotischer Werth 0,5 Proc. Kaliumnitrat entsprach (II, p. 808).

Nach einigen Erfahrungen scheint aber die chemotactische und osmotactische Sensibilität gewisser Mikroorganismen in hervorragender Weise veränderlich zu sein (vgl. II, p. 763, 808 Anm.). Eine hohe Anpassungsfähigkeit wird unter anderm dadurch angezeigt, dass Massart[2]) bei Spirill. undula, nach der allmählichen Accommodirung an eine Salzlösung, eine 5—8fach concentrirtere Chlornatriumlösung anwenden musste, als zuvor, um eine eben merkliche osmotactische Abstossung zu erzielen.

Dass die nach dem Schwellenwerth bemessene Empfindlichkeit durch ungünstige Aussenbedingungen vermindert wird, wurde, in Bezug auf niedrige Temperatur, von Voegler[3]) für die Samenfäden der Farne nachgewiesen. Jedoch ist weder in Bezug auf niedrige Temperatur, noch in Bezug auf Sauerstoffmangel kritisch geprüft, ob etwa die Sensibilität früher erlischt als die Bewegungsthätigkeit[4]). Ein solcher Erfolg wird aber nach Rothert[5]) bei gewissen Organismen durch Aether erzielt, der wiederum bei bestimmten Arten zunächst die osmotactische und erst bei höherer Concentration die chemotactische Reaction ausschaltet.

Die Erfahrung, dass mit der Steigerung der Concentration (des Reizanstosses) an Stelle der Attraction eine Repulsion tritt, ist ebenfalls ein Beispiel für eine Veränderung der Reizstimmung mit der Inanspruchnahme (II, § 124). Wenn die Repulsion aus dem Zusammenwirken von positiver Chemotaxis und negativer Osmotaxis oder (wie bei der Repulsion der Farnspermatozoiden durch freie Apfelsäure II, p. 801, 807) aus dem Zusammenwirken von zwei verschiedenen chemotactischen Reizwirkungen resultirt, so ist das zugleich ein Beispiel dafür, dass von demselben Stoffe zwei differente Reizungen ausgehen, von denen die eine mit der Steigerung der Concentration schneller zunimmt als die andere.

---

1) Pfeffer, l. c. 1884, p. 382; 1888, p. 628. Vgl. Bd. II, p. 800. — Wenn auch der Wiederbeginn der Bewegung aerober Bacterien schon durch geringe Sauerstoffmengen verursacht wird, die noch keine Aerotaxis hervorrufen (vgl. Bd. I, p. 292), so wird doch auch diese durch minimale Sauerstoffmengen ausgelöst.

2) Massart, l. c. 1889, p. 548.

3) C. Voegler, Bot. Zeitung 1891, p. 673. — Vgl. auch B. Stange, Bot. Ztg. 1890, p. 139 für die Zoosporen von Saprolegnia.

4) Vgl. über solche Trennungen Bd. II, § 121.

5) Inzwischen veröffentlicht in Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 1.

Es ist aber schon früher (II, § 122) hervorgehoben, dass derartige Verhältnisse auch dann vorliegen können, aber nicht vorliegen müssen, wenn es nicht gelingt die Existenz von zwei oder einigen verschiedenartigen Reizprocessen nachzuweisen.

Dass bei der Steigerung der Reizintensität bis zu einer gewissen Grenze die chemotactische Sensibilität annähernd nach dem sog. Weber'schen Gesetze abgestumpft wird, wurde schon (II, § 124) in Bezug auf die Samenfäden der Farne und die Bacterien berichtet. Dass beiderlei Organismen sich analog verhalten, zeigt zugleich, dass die im Weber'schen Gesetz ausgedrückten Beziehungen sowohl bei topochemotactischen, als auch bei phobochemotactischen Vorgängen zum Ausdruck kommen, und vermuthlich werden diese Beziehungen auch bei den negativ osmotactischen Reizungen obwalten. Im übrigen muss auf II, § 124 verwiesen werden, in dem auch hervorgehoben ist, dass und warum die Resultante aus zwei Reizungen nicht einfach der Summe der Einzelreizungen entsprechen muss, dass aber z. B. dann, wenn die Sensibilität gegenüber einem Chemotacticum durch den Einfluss eines anderen nicht modificirt wird, anzunehmen sein wird, dass zwei verschiedenartige Reizprocesse ausgelöst werden.

§ 152. Hydrische Einflüsse.

Diffuse Wirkungen.

Wie das Wachsthum ist auch die Bewegungsthätigkeit von dem Wassergehalt abhängig[1], und wir hörten bereits, dass die locomotorische Thätigkeit durch Uebertragung in eine genügend concentrirte Lösung vermindert oder aufgehoben wird[2]. Eine solche Sistirung kann aber ohne Vernichtung des Lebens vor sich gehen, wie diejenigen Bacterien zeigen, die sich bei der Entwickelung in concentrirten Lösungen nicht bewegen, obgleich sie actionsfähige Cilien ausbilden[3]. Uebrigens kann es keinem Zweifel unterliegen, dass es auch für die Bewegungsthätigkeit eine optimale Concentration bei denjenigen Organismen giebt, die in zu verdünnter Lösung nicht zu existiren vermögen[4]. Ueberhaupt dürfte reines Wasser für viele Organismen nachtheilig sein[5]. Andererseits wird die Plasmaströmung in plasmolysirten Zellen fortgesetzt, jedoch durch sehr weitgehende Plasmolyse verzögert[6].

---

1) Siehe Bd. II, § 33, 71.

2) Vgl. z. B. Bd. II, p. 811 sowie die an dieser Stelle u. in Bd. II, § 33 u. 71 citirte Literatur. — Dass Salzlösungen ein Rückwärtsschwimmen von Paramaecium veranlassen, ist Bd. II, p. 702 erwähnt.

3) Bd. I, p. 415, II, p. 750. — Ueber Flimmerepithelien siehe Engelmann, in Hermann's Handbuch für Physiologie Bd. I, p. 398.

4) Vgl. Bd. I, p. 415. — Einige Angaben von Velten (Bot. Zeitung 1872, p. 649) und Dehnecke (Flora 1881, p. 8) über ein Optimum des Turgors für die Plasmaströmung sind ohne Belang, da andere influirende Factoren nicht genügend berücksichtigt sind.

5) Ueber die Giftigkeit des destillirten Wassers siehe Bd. II, p. 334.

6) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 73; A. Braun,

In normaler Weise werden aber auch durch den plötzlichen Uebergang in eine verdünntere oder concentrirtere Lösung Störungen der Bewegungsthätigkeit veranlasst. So wird durch eine solche Uebergangsreizung zuweilen ein transitorischer Stillstand der Cilien[1]), oder eine gewisse Lähmung der amöboiden Thätigkeit der Plasmodien[2]) hervorgerufen. Auch kommt bei plötzlicher Plasmolyse in gewissen Fällen ein Stillstand der Plasmaströmung zu Stande[3]), die in anderen Fällen (wie durch verschiedenartige andere Eingriffe) durch eine Wasserentziehung erst veranlasst oder beschleunigt wird[4]). Uebrigens beruhen auch die phoboosmotactischen Reactionen auf einer Uebergangsreizung, die durch den plötzlichen Wechsel der Concentration ausgelöst wird (II, § 142).

Tropistische Wirkungen.

Während die schon (II, § 149—151) behandelte osmotactische Sensibilität bei vielen freibeweglichen Organismen vorkommt, ist eine, und zwar eine positiv **rheotactische Reizwirkung**[5]) bis dahin nur für die Plasmodien der Myxomyceten sichergestellt[6]). Diese bewegen sich demgemäss auf nassem Fliesspapier oder auf einem anderen Substrate dem Wasserstrom entgegen. Es genügt in der That die geringe Wasserbewegung, die man erhält, wenn man den mit dem einen Ende in ein Wasserglas tauchenden Filtrirpapierstreifen herabhängen lässt, um das positiv rheotactische Fortkriechen zu verursachen. Da die schwärmenden Organismen schon durch eine mässige Wasserströmung mechanisch fortgerissen werden (II, p. 699), so ist es nicht wahrscheinlich, dass bei freischwimmenden Organismen häufig eine rheotactische Sensibilität zur Erreichung bestimmter Ziele und Zwecke ausgebildet ist. Jedenfalls bedarf die Angabe Roth's[7]), nach der gewisse Bacterien rheotactisch sein sollen, einer kritischen Prüfung.

Auch **Hydrotaxis**[8]) ist bis dahin nur für die Plasmodien der Myxomy-

---

Verhandlg. d. Berl. Akad. 1852, p. 225; Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 75; M. Schultze, Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 41; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 52 u. s. w.

1) Vgl. Bd. II, p. 330 u. die dort citirte Literatur.

2) Bd. II, p. 752; Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 166.

3) Hofmeister, l. c. p. 27, 53; G. Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung bei Characeen 1898, p. 48; M. Tswett, Bot. Centralbl. 1897, Bd. 72, p. 329.

4) Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 214. Vgl. Bd. II, p. 752.

5) Ueber Rheotropismus vgl. Bd. II, p. 588.

6) B. Jönsson, Bericht. d. botan. Gesellschaft 1883, p. 515; Stahl, Bot. Zeitung 1884, p. 147; J. B. Clifford, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 180. — Diese Reaction wurde auch schon beobachtet von Schleicher, nach einer Angabe bei Strasburger, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 71.

7) Roth, Centralbl. f. Bacteriolog. 1893, Bd. 13, p. 755. — Aderhold (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888, N. F. Bd. 15, p. 314) vermochte bei Euglena viridis keine Rheotaxis zu finden.

8) Ueber Hydrotropismus vgl. Bd. II, p. 586.

ceten[1]) nachgewiesen, die in Folge dieser Reizbarkeit zunächst in das feuchtere Substrat, fernerhin aber an die Oberfläche desselben kriechen, weil mit dem Herannahen der Fruchtreife an Stelle der positiven eine negative Hydrotaxis tritt.

§ 153. Mechanische Einwirkungen.

Wie in anderen Fällen wird durch Druck, Stoss etc. einmal ein rein mechanischer Effect ausgeübt, und ferner unter Umständen eine Reizreaction ausgelöst[2]). Thatsächlich wird die Bewegung der Schwärmzellen schon in einem etwas zähflüssigen Medium (Lösungen von arabischem Gummi oder Gelatine) erheblich verlangsamt[3]) und (ebenso wie die Fortbewegung der Plasmodien[4]) durch erstarrte 2—5 proc. Gelatine unmöglich gemacht, während in dieser Oscillarieen noch fortkriechen.

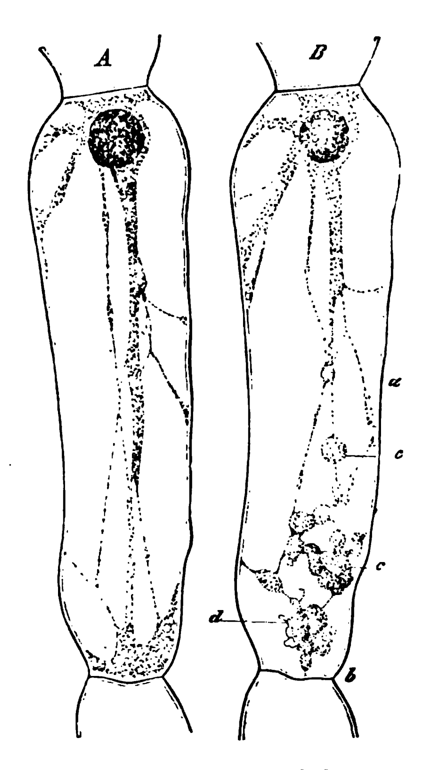


Fig. 86. Zelle aus dem Staubfadenhaare von Tradescantia virginica. A. Frisch in Wasser beobachtet. B. Dieselbe Zelle nach mässiger Einwirkung von Inductionsschlägen. Das Gebiet des gereizten Protoplasmas erstreckt sich von a bis b. c zu Klumpen und Kugeln contrahirtes Protoplasma. 400/1. (Nach Kühne.)

Zu den mechanischen Erfolgen gehören auch die früher besprochenen Umlagerungen im Inneren der Zelle, die zuweilen schon unter dem Einfluss der Schwerkraft bemerklich werden, durch eine hohe Centrifugalwirkung aber sehr weit getrieben werden können (vgl. II, § 147). Ueberhaupt verträgt der Protoplasmakörper vermöge seiner plastischen Eigenschaften (II, § 137, 140) ansehnliche Deformationen, die ohne Tödtung bis zum Abreissen einzelner Partieen und bis zur weitgehenden Zerklüftung gesteigert werden können. Eine derartige Deformation kann, ebenso wie durch Temperaturschwankungen (II, p. 765) und durch gewisse chemische Einflüsse (II, p. 798), auch durch Quetschungen etc., sowie durch die mechanische Wirkung von schwachen In-

---

1) Stahl, l. c. p. 149. — Ob etwa die Amöben von Acrasieen (vgl. Fayod, Bot. Ztg. 1883, p. 172; E. Olive, Proceedings of the Boston Society of Natural History 1902, Bd. 30, p. 486), ferner Diatomeen oder Oscillarieen hydrotropisch reagiren, ist bis dahin nicht ermittelt.

2) Vgl. Bd. II, § 35—38.

3) Siehe z. B. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 390, 420.

4) Pfeffer, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 277.

ductionsschlägen erzielt werden, die besonders geeignet sind, um locale Effecte hervorzurufen[1]) (Fig. 86).

Da die Plasmaströmung bei derartigen Eingriffen (ebenso bei dem Einknicken der Internodien von Nitella oder der Wurzelhaare von Hydrocharis[2])) häufig fortgesetzt wird, so ist es nicht auffallend, dass dieselbe durch eine kräftige Erschütterung der Pflanzentheile gewöhnlich nur wenig alterirt wird. Zuweilen tritt indess bei einer solchen Behandlung transitorisch eine Verlangsamung oder Sistirung ein[3]), auf die eine vorübergehende Beschleunigung folgen kann (vgl. II, p. 752). Analog verhalten sich die Plasmodien der Myxomyceten, bei denen bei mechanischen Eingriffen in der Regel die Tendenz zu einem Abrundungsstreben bemerklich wird (vgl. II, p. 752). Ferner kann durch kräftige Erschütterungen (desgleichen durch elektrische Entladungen[4])) auch eine transitorische Hemmung der Bewegung der Schwärmzellen[5]), sowie der Diatomeen und Oscillarieen[6]) bewirkt werden.

Wie durch viele andere Anstösse wird auch durch eine Berührung eine Reizbewegung und ein transitorischer Stillstand der Wimpern von Chlamydomonas pulvisculus[7]) ausgelöst, und eine gewisse Contactreizbarkeit dürfte sich bei den Cilien verschiedener locomotorischer Organismen finden. Durch eine Contactreizbarkeit werden unter anderm Stylonychia und verschiedene andere Infusorien veranlasst, auf dem Substrate hinzulaufen[8]). Nach Bordet[9]) kommt

---

1) Kühne, Untersuch. ü. das Protoplasma 1864, p. 74, 94; Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 647 u. die an diesen Orten citirte Lit. — Ueber die Methodik der Versuche mit Inductionsschlägen siehe die citirten Schriften, sowie Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl., 1877, p. 462; Zimmermann, Mikroskop 1895. p. 231.

2) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II. sér., Bd. 9, p. 32; Meyen Pflanzenphysiolog. 1838, Bd. 2, p. 210; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 50 u. s. w. — Ueber den Einfluss von Verwundungen auf die Gestaltung der Plasmaströmung in Caulerpa vgl. J. M. Janse, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890, Bd. 21, p. 206.

3) Dutrochet, l. c. p. 32; Hofmeister, l. c. p. 50; Borsčow, Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 12, p. 213; Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 217; Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung b. d. Characeen 1898, p. 39; L. Rhumbler, Zeitschr. f. allgem. Physiolog. 1902, I, p. 305.

4) Unger, Die Pflanze im Momente d. Thierwerdung 1843, p. 67.

5) Strasburger, Wirkung d. Lichts und d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 6.

6) Engelmann, Bot. Zeitung 1879, p. 55 Anm.

7) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1884, Bd. 1, p. 444. Vgl. dieses Buch, Bd. II, 753. Siehe ferner J. Massart, La sensibilité tactile chez les organismes inferieures 1900 (Sep. a. Journal publié par la Soc. royale d. scienc. médicales et naturelles de Bruxelles).

8) Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut z. Tübingen 1888, Bd. 2, p. 618; Verworn, Psycho-physiolog. Protistenstudien 1889, p. 90; Massart, l. c. 1900; H. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 21, p. 298, American Naturalist. 1901, Bd. 35, p. 372; A. Pütter, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Physiolog. Abth., Supplementband 1900, p. 243. — Wir haben nicht näher auf das besondere Verhalten der höher differencirten Wimpern bei animalischen Organismen einzugehen. Ebenso lassen wir die Contactreizbarkeit der Leucocyten ausser Acht. Ferner beschränken wir uns auf Bewegungsreactionen, gehen also nicht auf Reizwirkungen ein, die eine Veränderung der secretorischen Thätigkeit etc. zur Folge haben.

9) Bordet, Bullet d. l'Academie royale d. Belgique 1894, 3. sér., Bd. 27, p. 889; vgl. dieses Buch, Bd. II, p. 802. Ueber die Thigmotaxis gewisser animalischer Samen-

eine solche Thigmotaxis (Haptotaxis) auch den Samenfäden von Fucus, nach Massart (l. c. p. 4) in geringem Grade dem Spirillum undula zu. Ob in diesem Falle, analog wie bei Ranken (II, § 89), nur das feste Substrat als Reiz wirkt, muss durch specielle Studien um so mehr entschieden werden, als die genannten Infusorien gelegentlich auch an der Wasseroberfläche herumlaufen[1]. Jedenfalls wird aber die Reizbewegung der Cilien von Chlamydomonas, in analoger Weise wie die Reizbewegungen der Blätter von Mimosa pudica, durch verschiedene Anstösse ausgelöst. Vielleicht werden durch fernere Untersuchungen noch andere, besonders geartete Sensibilitäten aufgedeckt (vgl. II, § 37, 89, 117).

Ferner wird eine Verwundung[2]), mag sie durch mechanische Eingriffe oder auf andere Weise bewirkt werden, wohl stets einen gewissen Einfluss auf die Bewegungsthätigkeit ausüben. Thatsächlich hat eine Verletzung vielfach die Beschleunigung oder die Erweckung einer sichtbaren Plasmaströmung zur Folge. Doch sind auch verschiedene traumatische Umlagerungen im Zellinhalt beobachtet worden.

Nach einigen Beobachtungen von Frank[3]) und von Velten[4]) wurde durch eingehendere Untersuchungen von Keller[5]) und von Hauptfleisch[6]) festgestellt, dass die auffällige Plasmaströmung, welche man an Schnitten beobachtet, vielfach in der intacten Pflanze nicht existirt, also erst durch die Verletzung (aber z. Th. auch durch andersartige Reize, II, p. 752) veranlasst bezw. beschleunigt wird (vgl. II, p. 724)[7]). So fehlt z. B. die Plasmaströmung den intacten Blättern von Vallisneria spiralis, bei welchen man schön verfolgen kann, dass eine Verwundung schnell die Plasmaströmung erweckt. Diese tritt zunächst an der Wundstelle auf, um sich von da, nach dem Einstechen in das Parenchym, auf eine kurze, nach dem Einstechen in das Leitbündel auf eine ansehnlichere Distanz und bei kräftigem Verletzen durch das ganze Blatt oder auch auf alle

---

fäden siehe Dewitz, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1886, Bd. 38, p. 358 [und Centralbl. f. Physiolog. 1903, Bd. 17, p. 89]; Massart, Bullet. d. l'Academ. royal. d. Belgique 1898, 3. sér., Bd. 15, Nr. 5; R. Buller, Quarterly Journal of microscopical science 1902, Bd. 46, p. 145.

1) Massart, l. c. p. 7. Es wird zu entscheiden sein, ob es sich, wie bei dem Kriechen von Diatomeen an der Wasseroberfläche, um eine durch das Spannungshäutchen und die Wassergrenzfläche gebotene, mechanische Bedingung oder um eine Reizwirkung durch das Spannungshäutchen handelt. Massart nimmt letzteres an und lässt auch die Ansammlung von Chromulina Woroniniana an der Wasseroberfläche durch eine tactile Reizung zu Stande kommen.

2) Ueber traumatische Einflüsse vgl. Bd. II, § 38; Ueber Traumatropismus Bd. II, § 117.

3) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 220, 292.

4) Velten, Bot. Zeitung 1872, p. 672.

5) J. Keller, Ueber Protoplasmaströmung im Pflanzenreich 1890.

6) P. Hauptfleisch, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 190.

7) Nach den Beobachtungen an Schnitten, auf die auch de Vries (Bot. Ztg. 1885, p. 1) sich stützte, erscheint also die auffällige Plasmaströmung verbreiteter, als sie es in Wirklichkeit in der intacten Pflanze ist (vgl. Bd. II, p. 723). Durch die Präparation wird übrigens eine schon bestehende Plasmaströmung gewöhnlich nicht oder doch nur transitorisch sistirt (II, p. 817). Die Discussionen von Kienitz-Gerloff (Bot. Ztg. 1893, p. 36) verkennen das Wesen physiologischer Reizreactionen. Dasselbe gilt für die Ansicht von J. Keller (l. c. p. 8), nach der die Plasmaströmung nur ein pathologisches Phänomen ist.

Blätter der Pflanze auszubreiten[1]). Analog verhält sich das Blatt von Elodea canadensis, bei dem durch die Verwundung verursacht wird, dass die bis dahin ruhenden Chloroplasten von dem Plasmastrom mitgenommen werden, der zwar schon in den Blättern der intacten Pflanze besteht, durch den Wundreiz aber bedeutend beschleunigt wird (vgl. auch II, p. 779).

Mit der Zeit wird dann in der unter normalen Bedingungen gehaltenen Pflanze das Reizstadium überwunden und der frühere Zustand wiederhergestellt. Einen solchen Verlauf nimmt auch die Steigerung der Athmung (I, p. 577) und der Wärmeproduction (II, § 156), die, ebenso wie die Beschleunigung der Plasmaströmung, mit der erhöhten Thätigkeit zusammenhängt, welche durch die Verwundung veranlasst wird. Uebrigens ist schon früher (II, p. 723) erwähnt, dass es auch Zellen giebt, in welchen sich durch keinen Reiz eine sichtbare Strömung erwecken lässt, und dass in vielen Fällen die Plasmaströmung ohne einen besonderen Aussenreiz auftritt und fortgesetzt wird.

Bei den Eigenschaften des Protoplasten ist von vornherein zu erwarten, dass die Auslösung von Reactionen und die Störung des bisherigen Gleichgewichts durch die Verwundung im allgemeinen eine gewisse, sichtbare Verschiebung und Veränderung auch in denjenigen Zellen veranlassen wird, in denen keine Plasmaströmung erweckt wird (vgl. II, § 140). Thatsächlich ist durch Frank und andere bekannt, dass durch Verwundung eine auffällige Lagenänderung der Chlorophyllkörper hervorgerufen werden kann (II, p. 782). Ferner wurde durch Tangl[2]), Nestler[3]), Němec[4]), Miehe[5]) bei verschiedenartigen Pflanzen und Pflanzenorganen constatirt, dass durch Einstechen oder Einschneiden vielfach eine mehr oder minder ansehnliche Wanderung und Ansammlung des Cytoplasmas und des Zellkerns gegen die Wundstelle stattfindet. Diese Reaction, deren Verlauf stets von den Eigenschaften der Pflanze und den Aussenbedingungen abhängt, wird zuweilen (so bei Wurzeln nach Němec) schon nach 1/4 Stunde oder auch erst nach einigen Stunden bemerklich, um sich weiterhin von der Wunde aus, mit nachlassender Intensität, nach Nestler auf etwa 0,5—0,7 mm, nach Němec (bei Wurzeln) bis zu 1,3 mm, auszubreiten.

Nachdem das Maximum der Reaction und der Ausbreitung nach einigen Stunden oder nach einigen Tagen erreicht ist, wird die Umlagerung im Laufe einiger Tage oder längerer Zeit wieder ausgeglichen. Bei den Wurzeln geht nach Němec dieser Ausgleich nächst der Wundstelle so schnell von statten, dass er in dieser Region bereits vollendet ist, wenn die Reaction in den ferner liegenden Zonen den Maximalwerth angenommen hat[6]). Nunmehr konnte aber Němec in den der Wundstelle angrenzenden Zellen eine andere Veränderung verfolgen, die durch die Vergrösserung und Verschmelzung der Vacuolen und gewisse

---

1) Derartige Beobachtungen finden sich schon bei Hauptfleisch (l. c. p. 196). Näheres in der von Kretzschmar im Leipziger Institut ausgeführten und inzwischen in den Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 273 veröffentlichten Untersuchung. Nach dieser wird im Blatt von Vallisneria die Plasmaströmung langsamer in der Querrichtung als in der Längsrichtung fortgepflanzt, in der sie sich bis zu 8 cm in 1 Minute ausbreitet.

2) Tangl, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1884, Bd. 90, Abth. 1, p. 10.

3) A. Nestler, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1898, Bd. 107, Abth. 1, p. 708.

4) B. Němec, Die Reizleitung u. d. reizleitenden Structuren 1901, p. 8.

5) H. Miehe, Flora 1901, p. 127.

6) [Näheres über die Ausbreitung und die Wiederausgleichung der Plasmaströmung bei Kretzschmar, Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 39, p. 273.]

anderweitige Structuränderungen bemerklich wurde, und die sich nicht so weit ausbreitete wie die primäre Veränderung.

Beachtet man, dass die fraglichen Vorgänge einmal aus den nächsten Folgen der Verwundung und ferner aus allen den Reactionen, Gegenreactionen und Correlationen resultiren, die allmählich, direct und indirect, durch die Verwundung veranlasst werden, so ist einleuchtend, dass in jedem Falle ein complexer Process vorliegt, indem mit der Zeit veränderte Bedingungen geschaffen werden (vgl. II, § 38 und § 45 ff.). Hiernach, ist es klar, dass durch die Constatirung der Art und des Verlaufs der Umlagerung eine tiefere causale Einsicht nicht gewonnen ist. Uebrigens vermögen wir zur Zeit nicht einmal die bei den intraplasmatischen Bewegungen maassgebenden mechanischen Factoren zu präcisiren (vgl. II, § 140).

§ 154. Galvanotaxis.

Augenscheinlich werden auch die locomotorischen Bewegungen und die Plasmaströmung nicht merklich durch elektrische Ströme alterirt, welche die Intensität der normalen Pflanzenströme nicht oder doch nicht erheblich übertreffen (vgl. II, § 28, 161). Da aber der elektrische Strom bei genügender Stärke schädlich und tödtlich wirkt, so wird ein entsprechend abgeschwächter Strom ohne Frage einen gewissen Einfluss auf die physiologische Thätigkeit ausüben. Ein solcher Einfluss tritt uns auch in der galvanotropischen Reaction entgegen, die bei vielen freibeweglichen Organismen schon durch einen mässigen constanten elektrischen Strom hervorgerufen wird.

Ausserdem wird durch die plötzliche Intensitätsschwankung, also durch den Schliessungs- und Oeffnungsschlag, schon bei mässiger Intensität eine analoge Reizwirkung (eine Uebergangsreizung) ausgeübt, wie durch einen Stoss oder eine ähnliche mechanische Wirkung (vgl. II, p. 816). Wir hörten auch bereits (II, p. 536), dass ein einzelner Stoss, und ebenso ein einzelner Oeffnungs- und Schliessungsschlag, die Reizbewegung des Blattgelenkes von Mimosa pudica auslöst, während bei den Blättchen von Oxalis und bei den Ranken die volle Reizreaction erst durch eine Succession von mechanischen Stössen oder elektrischen Schlägen (Inductionsschlägen) verursacht wird. Ebenso werden bei dem Plasmodium der Myxomyceten, sowie bei dem von einer Zellhaut umkleideten Protoplasten, ähnliche Erfolge hervorgerufen wie durch mechanische Eingriffe[1], Erfolge, die, je nach der Eigenheit des Organismus und der Intensität, Frequenz, Art und Weise etc. des Angriffs, in einer Hemmung oder Förderung der Thätigkeit, in einer leichteren Formänderung, in einer weitgehenden

---

1) Vgl. Bd. II, p. 816. Diese Uebereinstimmung wurde auch jüngst von E. Roesele (Zeitschrift f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 2, p. 162) betont. Thatsachen finden sich bei Kühne, Untersuch. ü. d. Protoplasma 1864, 74, 94 etc.; Engelmann, Handbuch d. Physiologie von Hermann 1879, Bd. 1, p. 366, 403; Verworn, Psycho-physiologische Protistenstudien 1889, p. 110; Allgem. Physiologie III. Aufl., 1901, p. 431; Klemm, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 647; G. Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung bei d. Characeen 1898, p. 60; Roesele, l. c. und in der an diesen Stellen citirten Literatur. [Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants 1903, p. 88.]

Deformation (vgl. Fig. 86, p. 816) u. s. w. bestehen. Auch kann sowohl durch Inductionsschläge wie durch mechanische Reize ein Zusammenzucken der Wimpern sowie eine Hemmung oder eine Beschleunigung ihrer Thätigkeit veranlasst werden.

Da der elektrische Reiz in ausgezeichneter Weise eine Abstufung der Intensität, der zeitlichen Dauer u. s. w., sowie die locale Application gestattet[1]), so ist er ein wichtiges Hilfsmittel, das besonders in der animalischen Physiologie in ausgedehnter Weise angewandt wurde, aber ohne Frage auch in der Pflanzenphysiologie noch mannigfacher nutzbar gemacht werden kann, als es bisher geschah. So lange aber, wie es in der Pflanzenphysiologie der Fall ist, mit Hilfe der elektrischen Reizung in principieller Hinsicht keine anderen Erfahrungen gewonnen sind, als durch mechanische Reizungen, haben wir keinen Grund, in Bezug auf die elektrischen Reizungen auf besondere Einzelheiten und Eigenthümlichkeiten einzugehen, die wir auch bei den mechanischen und anderen Reizungen nicht mittheilten. Einige Besonderheiten im Vergleich zu anderen mechanischen Reizen entspringen z. B. schon daraus, dass der elektrische Reiz streng polar und durch das ganze Organ wirkt. Ebenso bringt die physikalische Differenz des Oeffnungs- und Schliessungsschlages eine gewisse Verschiedenheit der physiologischen Wirkung beider mit sich[2]). Naturgemäss ist nicht ausgeschlossen, dass die Inductionsschläge, neben der rein mechanischen, auch einen speciellen elektrischen Einfluss ausüben.

Wir gehen hier auch nicht näher auf die Beeinflussung der Bewegungsthätigkeit durch den constanten elektrischen Strom[3]) ein und wenden uns zu der Betrachtung der Galvanotaxis. In dieser tritt uns eine typische tropistische Reaction entgegen, bei welcher durch die Richtung des galvanischen Stromes eine Orientirung veranlasst wird, die, je nachdem sie eine Wanderung des Organismus nach dem positiven oder negativen Pol verursacht, als positive (anodische) oder negative (kathodische) Galvanotaxis bezeichnet wird. Aus den vorliegenden Untersuchungen[4]), die übrigens vorwiegend an animalischen und

---

1) Methodisches über die Anwendung der Inductionsschläge bei mikroskopischen Untersuchungen z. B. bei Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl., 1877, p. 462; Zimmermann, Mikroskop 1895, p. 231; Roesele, l. c. p. 143. Näheres über die elektrische Methodik für physiologische Zwecke findet sich bei Biedermann; Elektrophysiologie 1895; L. Hermann, Physiolog. Practicum 1898 u. s. w.

2) Vgl. über solche Besonderheiten z. B. Verworn, Allgem. Physiolog. III. Aufl., 1901, p. 431; Fr. Schenck, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1897, Bd. 66, p. 257 etc. An diesen Stellen ist die verschiedene Wirkung von Oeffnungs- u. Schliessungsschlägen, sowie die Uebereinstimmung mit dem sog. Pflüger'schen Gesetz und die Abweichung von demselben behandelt. Ueber die elektrischen Reizerfolge an Nerven und Muskeln vgl. Biedermann, l. c. etc.

3) Verschiedene Erfahrungen sind in den Bd. II, p. 820 Anm. 1 citirten Arbeiten mitgetheilt.

4) Nachdem L. Hermann (Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1885, Bd. 37, p. 457; 1886, Bd. 39, p. 414) die Galvanotaxis der Froschlarven entdeckt hatte, wurde die Galvanotaxis der Infusorien, Flagellaten etc. nachgewiesen und näher studirt von M. Verworn (Pflüger's Archiv f. Physiologie 1889, Bd. 45, p. 27; 1889, Bd. 46, p. 268; Psychophysiologische Protistenstudien 1889, p. 115; Allgemeine Physiologie III. Aufl., 1901, p. 476). Weitere Studien über niedere Organismen wurden dann unter anderm angestellt von V. Ludloff, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1895, Bd. 59, p. 525; J. J. Loeb

an den auf der Grenze zwischen Thier- und Pflanzenreich stehenden locomotorischen Organismen angestellt sind, scheint im allgemeinen die negative Galvanotaxis häufiger vorzukommen, als die positive Galvanotaxis. Uebrigens wird bei gewissen Organismen durch die Steigerung der Reizintensität (des galvanischen Stromes) ein Uebergang der positiven in die negative Galvanotaxis herbeigeführt (vgl. II, § 124). Auch giebt es einige Organismen, die transversal galvanotactisch reagiren.

Nach Verworn und Anderen reagiren z. B. unter normalen Verhältnissen negativ galvanotactisch Paramaecium aurelia, bursaria, Coleps hirtus und alle untersuchten Infusorien (Ciliaten) mit Ausnahme von Opalina ranarum, die sich positiv galvanotactisch, bei stärkerem Strom aber nach Wallengren (l. c.) ebenfalls negativ galvanotactisch verhält. Unter den Flagellaten wurden von Verworn Trachelomonas hispida, Peridinium tabulatum negativ, Polytoma uvella, Cryptomonas ovata dagegen positiv galvanotactisch befunden, ebenso Chilomonas paramaecium, das aber nach Verworn[1]) bei stärkerem Strom negativ galvanotactisch wird. Ferner reagirt Volvox aureus nach Carlgren[2]) negativ galvanotactisch, und sicherlich kommt auch noch anderen Volvocineen ein galvanotactisches Reactionsvermögen zu, das aber von Verworn[3]) z. B. bei Euglena viridis vermisst wurde. Augenscheinlich besitzen auch gewisse Bacterien[4]) eine galvanotactische Reizbarkeit. Eine solche, und zwar eine negative Galvanotaxis kommt nach Verworn[5]) auch den Amöben zu. Jedoch änderte sich bei den von Schenck[6]) untersuchten Amoeba-Arten die Stimmung mit der Temperatur derart, dass bei 25 C. eine negativ, bei höherer und tieferer Temperatur aber eine positiv galvanotactische Bewegung eintrat.

Eine transversal galvanotactische Orientirung wurde von Verworn[7]) nur bei dem Infusor Spirostomum ambiguum beobachtet. Eine solche tritt ferner an den an einem festen Substrat herumlaufenden, also thigmotactisch gereizten Individuen von Oxytrichia und Stylonychia ein, während die frei schwimmenden Individuen negativ galvanotactisch reagiren[8]).

Um die Galvanotaxis unter dem Mikroskop zu beobachten, kittet man, nach dem Vorgehen von Verworn (l. c.), auf einen Objectträger zwei dünngeschliffene Leisten a, a' Fig. 87 aus gebranntem porösen Thon (Thonzellenmasse) und verbindet diese derart durch Kittstreifen b b' (Wachs mit Colophonium), dass ein flaches, rechteckiges Kästchen entsteht, welches zur Aufnahme der die Versuchsobjecte enthaltenden Flüssigkeit dient. Nunmehr werden die mit sehr verdünnter Koch-

---

ebenda 1896, Bd. 65. p. 518; S. Jennings, Journal of Physiology 1897, Bd. 21. p. 305; A. Pütter, Archiv f. Anatom. u. Physiologie, Physiolog. Abth., Supplementband 1900. p. 248; H. Wallengren, Zeitsch. f. allgem. Physiolog. 1902, Bd. 2, p. 341 [und 1903, Bd. 3, p. 22]. — Ueber Galvanotropismus vgl. Bd. II, § 118.

1) Vgl. auch Wallengren, l. c. p. 377.

2) O. Carlgren, Centralbl. f. Physiolog. 1900, Bd. 14, p. 35.

3) Verworn, l. c. 1889, p. 290. — Das Verhalten von Diatomeen scheint noch nicht untersucht zu sein.

4) Verworn, l. c. 1889, p. 291; Chauveau, Compt. rend. 1896, Bd. 121, p. 892.

5) Verworn, l. c. 1889, p. 272; Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1896, Bd. 65, p. 47.

6) Fr. Schenck, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1897, Bd. 66, p. 253.

7) Verworn, l. c. 1901, p. 480; Pflüger's Archiv 1896, Bd. 62.

8) Pütter, l. c. p. 275. Vgl. Bd. II, p. 758.

salzlösung getränkten Pinsel der unpolarisirbaren Electroden *c c*[1]) in der durch Fig. 87 gekennzeichneten Weise an die Thonleisten gelegt. Wird dann ein galvanischer Strom durch die Flüssigkeit geleitet, so tritt bei den gut reagirenden Organismen sofort die galvanotactische Orientirung des Körpers ein, die z. B. bei dem negativ galvanotactischen Paramaecium zur Folge hat, dass alle Individuen mit der ihnen zukommenden Bewegungsschnelligkeit nach der Kathode schwimmen und sich an dieser ansammeln. Sobald man durch Umlegen der Wippe die Stromrichtung wechselt, tritt sofort die umgekehrte Orientirung der Versuchsobjecte und das Wandern nach der nunmehrigen Kathode ein. Diese überaus exacte und auffällige Reaction, die man oft wiederholen kann, ist vortrefflich

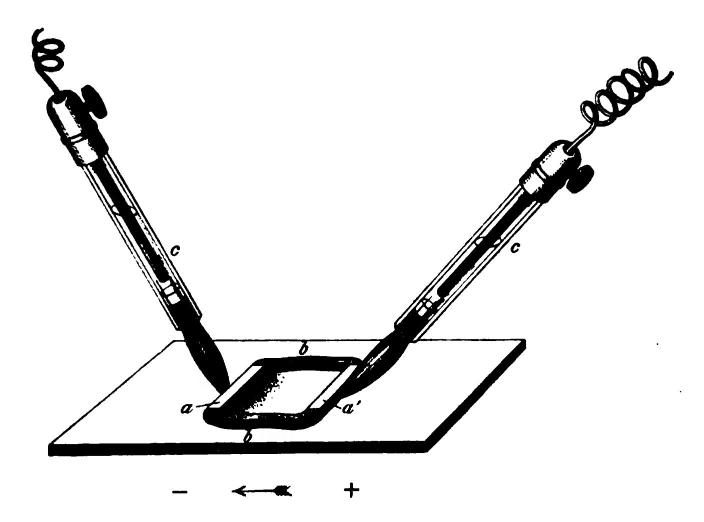


Fig. 87. An der Thonleiste *a*, welche die Kathode ist, sieht man die Anhäufung des negativ galvanotactischen Paramaecium aurelia.

geeignet, um die Galvanotaxis mittelst vergrössernder Projection einem Zuhörerkreis vorzuführen[2]). Wenn man einen Strom von 5—20 Volt anwendet und einen regulirbaren Widerstand einschaltet, lässt sich leicht die passende Stromstärke herstellen. Diese liegt z. B. bei Paramaecium nach Ludloff (l. c. p. 531) ungefähr zwischen 0,1—0,6 M. A., während bei 0,06 M. A. nur eine undeutliche galvanotropische Reaction eintritt.

Die Art und Weise des Eintrittes und des Verlaufes der Reaction kann schon keinen Zweifel lassen, dass es sich bei der Galvanotaxis um eine physiologische Reizbewegung, also nicht um eine mechanische Fortführung durch die kataphorische Wirkung des elektrischen Stromes handelt[3]). Zudem sieht

---

1) Ueber unpolarisirbare Elektroden vgl. z. B. Biedermann, l. c. p. 150; Hermann, l. c. p. 29; Cyon, Methoden d. physiolog. Experimente 1876, p. 386.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, p. 719.

3) Natürlich kann ein stärkerer Strom auch eine kataphorische Wirkung ausüben. Desshalb ist es aber nicht gerechtfertigt, die physiologische Galvanotaxis auf eine solche Wirkung zu schieben, wie es B. Birukoff (Pflüger's Archiv f. Physiologie

man bei Verwendung eines Gemisches die positiv galvanotactische Art nach der Anode, die negativ galvanotactische Art gleichzeitig nach der Kathode wandern, während die abgetödteten Individuen keine Fortbewegung zeigen.

Die Infusorien und Flagellaten reagiren aber typisch topotactisch, d. h. sie orientiren sich (analog wie die phototactischen Schwärmer) in bestimmter, polarer Weise zur Stromrichtung, und je nachdem durch diese Orientirung das vorausgehende Vorderende der Anode oder Kathode zugewandt wird und zugewandt bleibt, wandert der Organismus mit der normalen Bewegungsthätigkeit[1]) dem positiven oder dem negativen Pole zu (vgl. Bd. II, p. 754). Aus der Erhaltung dieser Orientirung bei Constanz des Stromes ergiebt sich zugleich, dass die Galvanotaxis durch die Reizwirkung des constanten Stromes, also nicht durch die Stromschwankung (Uebergangsreizung) veranlasst wird. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass es auch Organismen giebt, die sich gerade gegenüber Inductionsschlägen bestimmt orientiren. Ebenso ist noch nicht entschieden, ob etwa gewisse Bacterien oder gewisse andere Organismen phobogalvanotactisch reagiren.

Analog wie bei der Steigerung der Lichtintensität wird auch, so viel bekannt, bei der Steigerung des galvanischen Stromes die Ueberführung der positiven in die negative Galvanotaxis durch eine Umkehrung der polaren Orientirung hervorgerufen. Da aber die gesammte Bewegungsthätigkeit, und somit die mechanische Ausführung der Orientirung und Wendung, durch die Cilien vermittelt wird, so ist mit der Realisirung der Reaction zugleich gesagt, dass der tropistische Reiz des galvanischen Stromes, der Lichtstrahlen u. s. w. die Thätigkeit der Wimpern, gleichviel ob direct oder indirect, so beeinflusst und regulirt, dass eine bestimmte Gleichgewichtslage angenommen, erhalten und nöthigenfalls modificirt wird. Diese Forderung bleibt immer zu Recht bestehen, gleichviel ob der reagirende Organismus nur an einem Pole eine oder einige Cilien trägt oder allseitig mit zahlreichen, gleichartigen oder ungleichartigen (und ungleich reagirenden) Wimpern bedeckt ist. Thatsächlich ist nach Ludloff[2]) die galvanotactische Einstellung von Paramaecium mit einer verschiedenartigen Beeinflussung der Wimperthätigkeit am vorderen und hinteren Ende u. s. w. verknüpft. Ebenso ist nach Wallengren[3]) die relativ ungleiche Beeinflussung der an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche befindlichen Wimpern die Ursache, dass bei Opalina ranarum mit der Steigerung des galvanischen Stromes an Stelle der positiven eine negativ galvanotactische Orientirung tritt. Der Umstand aber,

---

1899, Bd. 77, p. 555) und R. Pearl (American Journal of Physiology 1900, Bd. 4, p. 96) thun. Siehe z. B. auch A. Pütter, Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1900, Supplementband, p. 299.

1) Begreiflicherweise kann in Folge der Einwirkung des galvanischen Stromes, direct oder indirect, auch eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Bewegung eintreten. Beispiele dafür unter anderm bei Verworn 1889, l. c. p. 280; Ludloff, l. c. p. 544; Wallengren, l. c. p. 369. Vgl. auch Bd. II, p. 821.

2) Ludloff, l. c. p. 552.

3) H. Wallengren, l. c. p. 375, 381. Ich gehe hier nicht näher auf die speciellen Befunde an animalischen Organismen ein. Uebrigens ist es einleuchtend, dass sich die Erfolge mannigfaltiger gestalten, wenn ein Organismus verschiedenwerthige und ungleich reagirende Cilien besitzt.

dass nach Loeb[1]) Paramaecium aurelia in 0,4—0,7 proc. Chlornatriumlösung in umgekehrter Richtung schwimmt, bringt es mit sich, dass dieser Organismus in der Salzlösung nicht mehr negativ, sondern positiv galvanotactisch reagirt, obgleich seine Körperachse in derselben polaren Weise wie zuvor orientirt wird.

Mit der Constatirung der mechanischen Mittel zur Ausführung der Bewegung und Orientirung ist natürlich auch in Bezug auf die Galvanotaxis nicht ermittelt, ob die Wimpern[2]) direct oder indirect gereizt werden, und welcher Art der Perceptionsprocess ist (II, § 125, 126). Beachtet man aber, dass sich abgetrennte Stücke eines Infusoriums in der üblichen Weise fortbewegen[3]), dass solche abgetrennte Theilstücke von Bursaria truncatella in demselben Sinne galvanotactisch reagiren wie das intacte Individuum[4]), so wird man zu der Annahme gedrängt, dass die einzelnen Wimpern und Wimpergruppen in ziemlich weitgehender Unabhängigkeit arbeiten und bis zu einem gewissen Grad selbständig und einzeln galvanotropisch reizbar sind.

Die galvanotactische Bewegung der Amöben wird, ebenso wie jede Locomotion, durch eine bestimmt gerichtete Verwendung von Expansion und Contraction, d. h. mit den üblichen Bewegungsmitteln ausgeführt. Indess ist noch nicht entschieden, ob es sich bei der galvanotropischen Reaction dieser Organismen, wie es wahrscheinlich ist, um einen physiologischen Reizprocess oder einfach um einen mechanischen Erfolg[5]) handelt, der dadurch zu Stande kommt, dass durch die polare Wirkung des elektrischen Stromes die Oberflächenspannung local herabgesetzt, bezw. erhöht wird (vgl. Bd. II, § 136, 137 u. p. 761).

Theoretisches. Wie immer der eigentliche physiologische Perceptionsprocess beschaffen sein mag, so muss es doch wahrscheinlich dünken, dass der nähere Reizanstoss[6]) durch die elektrolytischen Umsetzungen und Ionenverschiebungen geschaffen wird, die durch den galvanischen Strom bewirkt werden. Befindet sich der reagirende Organismus in reinem Wasser, so kann es sich zunächst nur um interne Vorgänge und Verschiebungen handeln, während dann, wenn das umgebende Medium Salze enthält, auch schon durch die elektrolytische Zersetzung dieser die Bedingungen für eine chemotropische Reizung hergestellt

1) J. J. Loeb, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1897, Bd. 66, p. 352. Vgl. diesen Bd. II, p. 702 Anm., wo mitgetheilt ist, dass nach Pütter (l. c. p. 297) das Rückwärtsschwimmen mit der Accommodation an die Salzlösung aufhört.

2) Ueber die ungleiche Sensibilität der verschiedenartigen Wimpern eines Organismus finden sich z. B. Angaben in den citirten Arbeiten von Verworn, Pütter, Wallengren u. s. w. — Auf Grund seiner Versuche mit Infusorien kommt E. Roesle (Zeitschr. f. allgem. Physiologie 1902, Bd. 2, p. 164) zu der Annahme, dass z. B. bei Stentor und Vorticella die grösste Sensibilität für Inductionsschläge und mechanische Reize nicht den Wimpern selbst, sondern der Mundöffnung in der Nähe der Einfügungsstelle der Cilien zukommt.

3) Vgl. die Bd. II, p. 705 Anm. 5 citirte Literatur, sowie Bd. II, p. 762.

4) Verworn 1889, l. c. p. 293.

5) Derartige Auffassungen finden sich bei Verworn, Schenck u. s. w., in deren Arbeiten die Reactionsweise der Amöben näher beschrieben ist.

6) Vgl. Bd. II, § 125—127.

werden können[1]). Die Verhältnisse und Erfolge im Inneren des Organismus werden sich aber schon desshalb complicirt gestalten, weil der Protoplast vielleicht nicht alle Ionen passiren lässt, und desshalb möglicherweise gewisse Trennungen und locale Anhäufungen der Ionen erzielt werden[2]). Zudem kann man z. B. nicht wissen, ob durch die separirten Anionen und Kationen (in analoger Weise wie durch eine entsprechende Aussenwirkung) eine chemotactische Reizung ausgeübt wird, oder ob etwa die partielle und inäquale elektrolytische Zersetzung in gewissen Partieen oder Organen des lebendigen Protoplasmas als tropistischer Reiz empfunden wird.

Jedenfalls ist es nicht wahrscheinlich, dass die galvanotropische Reizung, wie es Loeb[3]) annimmt, allein auf der polaren Wirkung von Säure, bezw. Alkali beruht, welche einmal durch die Säure- bezw. Metallionen erzielt wird, die sich aus dem Organismus nach dem positiven bezw. dem negativen Pol bewegen, und ferner durch diejenigen Ionen ausgeübt wird, die, bei der elektrolytischen Zerlegung der Salze in der Aussenflüssigkeit, von dem positiven zum negativen Pol, sowie umgekehrt wandern und dementsprechend an den Organismus anprallen. Wenn auch Loeb darzuthun sucht, dass durch den polaren Angriff von Säuren oder Alkalien am Organismus ähnliche Deformationen hervorgerufen werden, wie durch den galvanischen Strom, so ist diese Argumentation schon desshalb nicht zwingend, weil ein normaler Reizprocess nicht schlechthin nach den Erfolgen bemessen werden kann, die dasselbe Agens bei extrem gesteigerter Einwirkung verursacht. Zudem stimmen nach Pütter[4]) die Wirkungen eines stärkeren galvanischen Stromes nicht mit den Effecten überein, die bei der Einwirkung von Säuren und Alkalien beobachtet werden.

An anderer Stelle (Bd. II, p. 593) ist schon darauf hingewiesen, dass noch näher zu ermitteln ist, in wie weit durch die elektrischen Strahlen ähnliche Reizwirkungen ausgeübt werden wie durch den galvanischen Strom.

§ 155. Cytotaxis.

Wenn man einfach zur Kennzeichnung der Thatsache, dass von Organismen oder von den Theilstücken eines Organismus, infolge der wechselseitigen Beeinflussung, eine Annäherung oder ein Auseinanderweichen ausgeführt wird, mit Roux[5]) von positivem oder negativem Cytotropismus (bezw. Cytotaxis) redet, so ist damit keine bestimmte Voraussetzung über die veranlassenden und bewirkenden Anstösse und Mittel verknüpft, die eben verschiedenartig sein können und in jedem einzelnen Falle näher aufgeklärt werden müssen.

---

1) Dass die Culturflüssigkeit durch elektrolytische Zerlegung an den Elektroden eine schädigende Zusammensetzung annehmen kann, wurde bereits Bd. II, p. 123 erwähnt.

2) Vgl. W. Nernst, Nachricht. d. Gesellsch. d. Wissenschaft. zu Göttingen 1899, p. 104.

3) J. J. Loeb, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1897, Bd. 65, p. 518. Siehe auch H. H. Dale, Centralbl. f. Physiolog. 1901, Bd. 15, p. 308.

4) A. Pütter, Archiv f. Anatom. u. Physiolog. Supplementband 1900, p. 294.

5) W. Roux, Archiv f. Entwickelungsmechanik 1894, Bd. 1, p. 57, 200; Programm und Forschungsmethoden d. Entwickelungsmechanik 1897, p. 10.

Eine solche Präcision liegt unter anderm vor, wenn die Annäherung oder Entfernung nachweislich durch eine von dem Organismus ausgehende tropistische Reizwirkung hervorgerufen wird. Das wird aber immer der Fall sein, wenn durch einen secernirten Stoff ein chemotropistischer Reiz ausgelöst wird. So haben wir unter anderm (II, § 150) gehört, dass die Samenfäden verschiedener Pflanzen durch eine chemotactische Reaction zur Eizelle geführt werden, und beiläufig[1]) wurde erwähnt (II, p. 812), dass Individuen derselben Art von Infusorien oder Bacterien durch ihre Excrete eine tropistische Reizwirkung aufeinander ausüben können. Die Ansammlung aerotactischer Bacterien um eine (im Licht) Sauerstoff producirende Algenzelle ist ebenfalls ein Beispiel für eine chemotropische Cytotaxis, durch welche die Bacterien entweder bis zur Berührung der Algenzelle oder, wenn der Sauerstoff bei grösserer Dichte repulsiv wirkt, bis in die Nähe der Algenzelle geführt werden (I, p. 292; II, p. 809). Ferner zählen die Dirigirung des Pollenschlauches zu dem Embryosack, sowie die Lenkung der Pilzhyphen in den Wirth oder zu den flechtenbildenden Algen, zu den cytotropischen Reactionen, die in der Hauptsache durch Chemotropismus herbeigeführt werden[2]). Ueberhaupt sind chemische Einflüsse, wie mehrfach betont wurde (II, Kap. VII), besonders geeignet, um regulatorische und directive Wechselwirkungen der Organismen aufeinander und innerhalb eines Organismus zu erzielen.

In gewissen Fällen dürften wohl auch osmotropische oder thigmotropische, möglicherweise auch hydrotropische Reizungen, zur Erzielung einer physiologischen Wechselwirkung nutzbar gemacht werden, während für diesen Zweck thermische, galvanische und photische Reize weniger oder nicht in Betracht zu ziehen sein dürften. Denn Lichtstrahlen werden nur von einzelnen Pflanzen ausgesandt (II, § 160), die durch die Eigenthätigkeit der Pflanze erzeugten galvanischen Ströme (II, § 161) und Temperaturdifferenzen (II, § 156) sind aber zu gering, um eine nennenswerthe tropistische Reizung auszuüben[3]). Dagegen bieten z. B. die Samenfäden von Fucus (II, p. 818), sowie die Ranken (II, § 86) Beispiele dafür, dass durch die thigmotropische Reizung ein gewisser Zusammenhalt gesichert wird.

Gleichviel ob die Reizung auf kurze Distanz (vgl. II, p. 699) oder erst bei der Berührung eintritt, so handelt es sich doch in den angedeuteten Fällen um physiologische Reizreactionen, durch die entweder schon das Zusammenwandern oder doch das Zusammenbleiben veranlasst und vermittelt wird. Aber auch ohne eine solche physiologische Reaction ist es möglich, dass kleine Objecte in der früher (II, p. 715, 756) erörterten Weise durch die Modification der Oberflächenspannung, also ohne Mithilfe einer physiologischen Bewegungsthätigkeit, einander genähert oder von einander entfernt werden. In diesem Falle liegt also eine rein physikalische Bewegung vor (wie sie unter anderm auch bei

1) Vgl. Bd. II, p. 801 u. die dort citirte Literatur. — Eine bestimmte Gruppirung ist aber auch aus rein mechanischen Gründen möglich, wie es bei Oscillaria der Fall zu sein scheint (II, p. 711).

2) Siehe Bd. II, p. 583; 218.

3) Natürlich sind hier nicht solche Wirkungen zu beachten, die etwa durch reflektirtes Licht oder durch locale Erwärmung von Aussen herbeigeführt werden.

einem Oeltropfen durch einseitige Berührung mit Seifenlösung hervorgerufen wird), bei der die physiologische Thätigkeit nur insofern betheiligt ist, als durch sie die Stoffwechselproducte entstehen, durch deren einseitiges Herantreten die Bedingungen für die physikalische Bewegung hergestellt und unterhalten werden. Möglicherweise wird durch eine solche chemotropische Argotaxis (II, p. 756) bewirkt, dass, wie Roux[1]) constatirte, die separirten Theilstücke des Eies von Rana fusca wiederum zusammenwandern. Vielleicht spielt diese Argotaxis eine gewisse Rolle bei dem Zusammenwandern der Amöben der Acrasieen zu einem Aggregationsplasmodium (II, p. 746). Da diesen Amöben aber auch eine locomotorische Eigenbewegung zukommt, so ist es eher wahrscheinlich, dass das besagte Zusammenführen durch die chemotactische Lenkung dieser physiologischen Bewegungsthätigkeit erzielt wird. Eine bestimmte Schlussfolgerung ist nicht daraus zu entnehmen, dass dieses Zusammenwandern unter bestimmten Bedingungen unterbleibt (II, p. 746). Denn dieses Unterbleiben wird z. B. eintreten, wenn die maassgebende secretorische Thätigkeit sistirt wird, von der ebensowohl die Argotaxis, als auch die typische Chemotaxis abhängt. Sicherlich beruhen aber die tropistischen Bewegungen, somit wohl auch das Zusammenwandern der Amöben und der Plasmodien der Myxomyceten, auf einer typischen physiologischen Reaction (II, p. 761).

An anderer Stelle (II, § 140) wurde bereits hervorgehoben, dass chemische Wechselwirkungen sicherlich auch bei dem Zusammen- und Auseinanderführen, überhaupt bei den Bewegungs- und Gruppirungsvorgängen im Inneren der Zelle, eine hervorragende Rolle spielen. Bei dieser Gelegenheit wurde zugleich darauf hingewiesen, dass bei diesen Vorgängen, neben anderen Mitteln, vermuthlich auch argotactische Bewegungen in Anwendung kommen. Ferner ist schon (II, p. 745) betont worden, dass das Zusammentreffen nur eine Voraussetzung für das Verschmelzen von Protoplasten etc. ist, dessen Realisirung stets von besonderen Umständen und Bedingungen abhängt.

Kapitel XV.
Erzeugung von Wärme, Licht und Elektricität.

Abschnitt I.
Wärmebildung.

§ 156. Allgemeines.

Den Pflanzen kommt eine Wärmeregulation wie den warmblüthigen (homoiothermen) Thieren nicht zu, vielmehr steigt und fällt ihre Körpertemperatur, analog

1) W. Roux 1894, l. c. p. 43; Rhumbler, Biolog. Centralbl. 1898, Bd. 18, p. 22; Ergebnisse d. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet 1898, Bd. 8, p. 587.

wie die kaltblütiger (poikilothermer) Thiere, mit der Temperatur des umgebenden Mediums. Von dieser wird indess die Temperatur des Pflanzenkörpers bis zu einem gewissen Grade im positiven oder negativen Sinne abweichen, je nachdem die erwärmenden oder die abkühlenden Factoren überwiegen.

Thatsächlich wird durch die Sauerstoffathmung in der Pflanze, ebenso gut wie im Thiere, nach Maassgabe der Verbrennung Wärme erzeugt (vgl. I, p. 578). Diese Wärmeproduction wird naturgemäss durch die Sauerstoffentziehung, also bei der Einschränkung des nunmehr unzureichenden Betriebsstoffwechsels der Aeroben auf die intramoleculare Athmung (I, p. 543), auf ein geringes Maass reducirt. Jedoch kann durch die zum Theil sehr ausgiebigen Zertrümmerungen, durch die bei den Anaeroben der volle Betrieb der Lebensthätigkeit ermöglicht wird, auch ein erhebliches Quantum von chemischer Energie in Wärme umgesetzt werden (vgl. I, § 98, 105 u. II, Kap. XVI).

Da die auf die Einheit des Körpergewichts bezogene Sauerstoffathmung bei nicht wenigen Pflanzen gleich stark, bei Schimmelpilzen und Bacterien aber unter Umständen 4—100mal ansehnlicher ist als bei höheren Thieren (I, p. 526), so kommt gewissen vegetabilischen Organismen eine gleiche oder sogar eine viel grössere Wärmeproduction zu, als den höheren animalischen Wesen. Eine erhebliche Erhöhung der Körpertemperatur über die Umgebung unterbleibt bei den Pflanzen aber desshalb, weil durch die relativ ansehnliche Entwickelung der Körperoberfläche eine sehr starke Wärmeabgabe bedingt ist. So kommt es, dass die meisten Pflanzensprosse, selbst dann, wenn durch den Aufenthalt im dampfgesättigten Raum die Transpiration möglichst reducirt ist (I, p. 227), nicht merklich oder doch nur bis etwa 0,3 C. wärmer sind, als die umgebende Luft, und dass die abkühlende Wirkung der normalen Transpiration zumeist ausreicht, um die Körpertemperatur ein wenig unter die Lufttemperatur herabzudrücken. Jedoch wird bei einigen massigeren Objecten, wie z. B. bei dem Blüthenstand der Aroideen, durch eine besonders energische Athmungsthätigkeit (I, p. 527) eine erhebliche Erwärmung erzielt. Dagegen ist bei Knollen, Baumstämmen, überhaupt bei den meisten dickeren Organen, die Athmungsintensität verhältnissmässig schwach (vgl. II, § 95), und demgemäss fällt die Erwärmung über die Lufttemperatur nicht selten geringer aus, als bei dünneren und lebhafter athmenden Sprossen. Bei den so energisch athmenden Schimmelpilzen und Bacterien verhindert die verhältnissmässig gewaltige Oberflächenentwickelung schon beim Aufenthalt in Luft eine erhebliche Erwärmung, und beim Aufenthalt in Wasser wird die producirte Wärme natürlich noch viel schneller entzogen[1]).

Die reale Körpertemperatur ergiebt sich natürlich immer aus der Gesammtheit aller physiologischen und physikalischen Vorgänge, die auf Erwärmung und Abkühlung hinarbeiten[2]). Aus der selbstthätigen Erwärmung der Pflanze, die wir bei Unterdrückung der Transpiration beobachten, folgt also zunächst nur, dass die Summe aller Processe, die sich in dem lebensthätigen Organismus

---

1) Ueber poikilotherme Thiere vgl. L. Krehl u. F. Soetbeer, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1899, Bd. 77, p. 1. [Bohr, Centralbl. f. Physiol. 1903, Bd. 17, p. 526.]

2) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 171, 199.

abspielen, eine positive Wärmetönung liefert. Die empirischen Erfahrungen lassen aber keinen Zweifel, dass die Wärmeproduction zumeist in überwiegender Weise dem Betriebsstoffwechsel (der Sauerstoffathmung oder dem anaeroben Umsatz zufällt, so dass die positiven und negativen Wärmetönungen, die in der Pflanze aus anderweitigen chemischen Umsetzungen, aus Verwandlung von Wärme in Arbeit und umgekehrt etc. entspringen, in der Regel das Gesammtresultat nicht allzu erheblich beeinflussen. Bei Zufuhr von Wasser zu trockenen Samen wird indess durch den Quellungsprocess eine transitorische Temperatursteigerung hervorgerufen (I, p. 63). Die sogleich mit der Quellung beginnende und sich mit der Keimung steigernde Athmungsthätigkeit hat aber zur Folge, dass sich die Temperatur weiterhin von neuem erhebt[1]).

Da nur die lebendigen Zellen athmen und Wärme produciren, so ist klar, dass Organe, in denen sich viele todte oder in geringem Grade thätige Zellen befinden, eine nur geringe Temperatursteigerung selbst dann erfahren, wenn eine Anzahl von Zellen sehr energisch arbeitet. In der einzelnen Zelle ist wiederum nur das Protoplasma athmungsthätig, und in diesem muss desshalb da, wo die lebhafteste Verbrennung stattfindet, eine derartige Wärmeentbindung stattfinden, dass local eine schädliche Temperatursteigerung eintreten würde, wenn diese nicht durch die Durchtränkung und Umspülung mit Wasser vermieden würde[2]. Auf diese Weise wird auch die Wärme aus einem winzigen Bacterium derart abgeleitet, dass sich dessen Körpertemperatur voraussichtlich selbst dann nicht wesentlich über die Temperatur des umgebenden Wassers erhebt, wenn der Organismus eine ungewöhnlich intensive Athmungsthätigkeit entwickelt (vgl. Bd. I, p. 526).

Nach dem Gesagten wird zumeist durch die Abnahme und Zunahme der Athmungsthätigkeit, wenigstens in den Hauptzügen, auch die Veränderung der Wärmeproduction angezeigt. Demgemäss liefert die graphische Darstellung der Athmungsthätigkeit und der Erhöhung der Körpertemperatur (bei der in dampfgesättigter Luft befindlichen Pflanze) ähnliche Curven. Nach einer Verwundung erreichen also Athmung und Körpertemperatur ungefähr zu derselben Zeit den maximalen Werth (vgl. Bd. I, p. 576; II, § 157). Mit der Erniedrigung der Aussentemperatur nehmen gleichzeitig die Athmung, sowie die Erhöhung der Körpertemperatur über die umgebende Luft mehr und mehr ab, während mit der Steigerung der Aussentemperatur die Athmungsthätigkeit (I, p. 572) und, soweit bekannt, auch die Erhebung der Körpertemperatur über die Umgebung bis gegen die Lebensgrenze zunehmen. Aus der Erfahrung, dass die Temperatur des Pflanzenkörpers im wesentlichen in analoger Weise der Aussentemperatur folgt wie die einer todten Masse, ergiebt sich ferner, dass in der Pflanze durch die Erhöhung und Erniedrigung der Aussentemperatur keine selbstregulatorischen Processe ausgelöst werden, die (analog wie bei den warmblütigen Thieren) durch Modification der Wärmeproduction oder der Wärmeabgabe auf die Erhaltung der bisherigen Körpertemperatur hinarbeiten. Allerdings wird durch die Steigerung der Transpiration eine

1) Wiesner, Versuchsstationen 1872, Bd. 15, p. 138.
2) Vgl. Engelmann, Botan. Zeitung 1888, p. 713.

gewisse Abkühlung erzielt, die insofern von Nutzen ist, als sie z. B. bei starker Insolation unter Umständen verhüten kann, dass die Pflanze bis zur Schädigung erwärmt wird (II, § 159). Indess handelt es sich bei dieser Abkühlung um einen rein physikalischen Vorgang. Denn soweit physiologische Regulationen in Betracht kommen, sind diese nur darauf berechnet, bei höherer Inanspruchnahme die Wasserverdampfung einzuengen und auf diese Weise der Schädigung der Pflanze durch zu weitgehenden Wasserverlust vorzubeugen (I, p. 218).

Die poikilothermen Organismen haben gegenüber den homoiothermen Organismen das voraus, dass ihre Körpertemperatur ohne Gefährdung des Lebens in viel weiteren Grenzen schwanken kann. Dafür vermögen aber die homoiothermen Organismen, eben weil sie befähigt sind, eine annähernde Constanz der Körpertemperatur zu erhalten, auch dann die volle Bewegungs- und Lebensthätigkeit zu bewahren, wenn z. B. die Temperatur der Umgebung ansehnlich sinkt, während unter diesen Umständen die vitale Thätigkeit der poikilothermen Organismen unvermeidlich mehr und mehr herabgedrückt wird. Durch diese Accommodationsfähigkeit ist andererseits bei diesen Organismen der hohe Energieverlust vermieden, der bei den homoiothermen Wesen unerlässlich ist, um dieselbe Körpertemperatur in einer kalten Umgebung, trotz der sehr ansehnlichen Wärmeabgabe, zu erhalten.

Die selbstthätige Wärmeproduction ist somit bei den Homoiothermen, aber nicht bei den Poikilothermen, eine Hauptaufgabe und ein nothwendiges Ziel der Thätigkeit. Denn die Pflanzen wachsen auch dann, wenn ihr Körper, in Folge der Transpiration, dauernd etwas tiefer temperirt ist als die umgebende Luft, und das Gedeihen würde nicht wesentlich beeinflusst werden, wenn der Wegfall der selbstthätigen Wärmeproduction zur Folge hätte, dass die Körpertemperatur um etwa 0,1—0,2 C. tiefer zu liegen käme. Die Wärmeproduction ist also bei den Pflanzen nicht Selbstzweck, sondern nur eine Begleiterscheinung der Zertrümmerungen im Betriebsstoffwechsel, die derart sind und auch wohl derart sein müssen, dass bei ihrer Realisirung chemische Energie in Wärme transformirt wird. Damit ist aber zugleich ausgesprochen, dass diese physiologische Wärmetönung, wenn ich so sagen darf diese Wärme im status nascendi, eine ganz andere Bedeutung hat und haben kann, als die von Aussen zugeführte Wärme, durch die im wesentlichen nur der (formale) Temperaturzustand hergestellt wird [1].

Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass in bestimmten Fällen die Steigerung der Körpertemperatur durch die selbstproducirte Wärme auf bestimmte Ziele berechnet ist. So werden offenbar durch die ansehnliche Erwärmung des Blüthenkolbens der Aroideen die den Blüthenstaub übertragenden Insecten zu reichlicherem Besuch veranlasst [2]. Ferner mag die Aufrechthaltung einer gewissen Transpiration durch die Eigenwärme (I, p. 227) zur Folge haben, dass, auch beim Aufenthalt im dampfgesättigten Raum, nicht so leicht eine Injection

---

1) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 171, 200. — Dieses Buch, Bd. I, p. 578; II, Kap. XVI.

2) Vgl. Ludwig, Biologie 1896, p. 261; G. Kraus, Die Blüthenwärme bei Arum italicum 1882, p. 20 (Sep. a. Abhandlg. d. naturf. Gesellsch. zu Halle Bd. 16); Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1896, Bd. 13, p. 271.

der Intercellularen erfolgt. Einen Schutz gegen das Erfrieren gewährt aber die Wärmeproduction nicht, da sie mit der Erniedrigung der Temperatur unter den Gefrierpunkt ganz oder doch so gut wie ganz ausfällt[1]). Die continuirliche Steigerung der Athmung und der Wärmeproduction mit der Erhöhung der Aussentemperatur ist aber geradezu unzweckmässig, weil auf diese Weise, beim Herannahen des Temperaturmaximums, die Herbeiführung einer schädigenden Temperatur durch die Eigenthätigkeit unterstützt wird (vgl. I, p. 572).

Bei gleicher Wärmeproduction stellt sich die stationäre Körpertemperatur natürlich um so höher, je mehr die Wärmeabgabe erschwert ist. In Folge der verringerten Oberfläche sind desshalb massige Organe im Vortheil, und ebenso muss das Zusammenhäufen von Pflanzentheilen, sowie die Umkleidung mit einem schlechten Wärmeleiter, eine Steigerung der Erwärmung zur Folge haben. In der That ist durch Zusammenhäufen allgemein eine erhebliche Erwärmung über die Lufttemperatur zu erhalten, selbst dann, wenn bei der isolirten Pflanze (im dampfgesättigten Raum) eine Eigenwärme kaum nachweisbar ist. Da bei einer angehäuften Masse die Temperatur von Aussen nach Innen zunimmt, so ist im allgemeinen auch eine gleichsinnige Steigerung der Athmungsthätigkeit und der Wärmeproduction zu erwarten.

Lässt sich aus der Veränderung der Körpertemperatur im allgemeinen ersehen, ob mehr oder weniger Wärme erzeugt wird, so ist doch die Kenntniss der producirten Wärmemenge nur durch directe (calorimetrische) Bestimmung zu gewinnen. Da uns aber in der Wärmeproduction nur die endliche Resultante entgegentritt (II, p. 829), so werden durch die quantitative Ermittelung dieser Summe nicht alle die Oxydationen, Spaltungen, Condensationen, Transformationen u. s. w. präcisirt, die sich im Athmungsprocess, in directer oder indirecter Verkettung mit diesem, oder (direct) unabhängig von der Athmung abspielen[2]). Eine einigermaassen exacte Ermittelung des Antheils, welcher den einzelnen Vorgängen und Factoren zufällt, ist bis dahin noch nicht gelungen. Es gilt dieses auch in Bezug auf den eigentlichen Athmungsprocess schon desshalb, weil wir selbst dann, wenn z. B. Stärke das hauptsächliche Verbrennungsmaterial ist, nicht wissen, in wie weit auch andere Stoffe der Oxydation anheimfallen, da ferner die Verbrennung nicht immer eine vollständige ist, vielmehr neben Kohlensäure und Wasser auch andere Stoffe entstehen, deren Quantität (oder auch Qualität) und Verbrennungswärme sich in der Regel nicht sicher ermitteln lassen (vgl. I, § 96). Desshalb lässt sich auch aus der Production von Kohlensäure und dem Consum von Sauerstoff, bezw. aus dem Vergleich beider, das Quantum chemischer Energie nicht bestimmen, das speciell im Athmungsprocess disponibel wurde. Auf eine solche Weise ist also eine sichere Unterlage nicht gewinnbar, auf Grund deren man unter Umständen bis

---

1) Wenn Seignette (Revue générale d. Botan. 1889, Bd. 1, p. 614) bei Knollen und Zwiebeln bei einer Bodentemperatur von —6° C. einen höheren Temperaturüberschuss gegenüber dem Boden beobachtete, als bei +8 und +11° C., so wird dieses Resultat durch irgend welche anderweitige Verhältnisse (vgl. II, § 159) bedingt gewesen sein. [Vgl. H. Dixon, Transact. of the Irish Academy 1903, Bd. 32, Part. III, p. 145.]

2) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 189. An dieser Stelle finden sich auch einige Bemerkungen über die Wärmetönung bei Zerspaltungen etc. Näheres bei Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie II. Aufl. 1893, Bd. II, 1 etc.

zu einem gewissen Grad beurtheilen könnte, in wie weit die disponibel werdende Energie in Wärme oder (direct oder indirect) in andere Energieformen transformirt bezw. zu Arbeitsleistungen benutzt wird[1]. Diese und andere Schwierigkeiten bleiben auch bestehen, wenn sich die producirte Wärmemenge mit grösserer Genauigkeit feststellen lässt, als es derzeit möglich ist.

Die Resultate der quantitativen Untersuchungen über die Wärmeproduction der Pflanzen stehen aber im Einklang mit dem, was auf Grund der anderweitigen Erfahrungen und Erwägungen erwartet werden muss. So fand Rodewald[2], dass bei dem reifen Apfel und bei Kohlrabiknollen, also bei ruhenden Organen, die empirisch ermittelte Wärmeproduction annähernd mit dem Wärmequantum übereinstimmt, das sich auf Grund der Kohlensäureproduction und des Sauerstoffconsums unter der Voraussetzung berechnen lässt, dass eine vollständige Verbrennung von Kohlenhydraten stattfindet. Die auf diese Weise calculirte Wärmemenge fällt dagegen nach Bonnier[3] für die sich entwickelnde Keimpflanze von Pisum geringer aus, als die empirisch gefundene. In späteren Entwickelungsphasen fand aber Bonnier eine Abnahme dieser Differenz, und zur Blüthezeit der Pflanze blieb die gemessene Wärmemenge hinter dem berechneten Werthe etwas zurück.

Es muss ferneren Untersuchungen überlassen bleiben, zu entscheiden, ob dieses Resultat, wie es Bonnier vermuthet, dadurch bedingt ist, dass sich während der Keimungszeit, neben der eigentlichen Athmung, in grösserem Umfang Spaltungsprocesse abspielen, die mit positiver Wärmetönung verknüpft sind, dass aber späterhin, und insbesondere bei der Speicherung von Reservestoffen, Condensationen mit Bindung von Wärme in den Vordergrund treten. Eine sichere Entscheidung ist auch nicht schlechthin aus der Thatsache ableitbar, dass während der Keimzeit der Quotient $\frac{CO_2}{O}$ kleiner als 1, späterhin aber ungefähr = 1 ist (vgl. I, p. 533). Aus den besagten Verhältnissen ist aber zu ersehen, dass die Differenzen zwischen der gefundenen und berechneten Wärmeproduction nicht durch die Arbeitsleistungen bei dem Wachsthum bedingt sind. Denn die empirische Wärmeproduction überwiegt gerade während der Keimung, also während sich die lebhafteste Wachsthumsthätigkeit abspielt. Uebrigens ist es bekannt, dass einem kleinen Wärmequantum eine sehr ansehnliche mechanische Leistung entspricht[4].

Im folgenden ist nach einem Versuche Bonnier's (l. c. p. 27), der mit Gerste bei 16 C. ausgeführt wurde, mitgetheilt in Calorien (Cal = Erwärmung von 1 Kilo Wasser von 0 auf 1 C.)[5] für 1 Kilo Pflanzensubstanz und 1 Stunde

---

1) Siehe Pfeffer, l. c. p. 188; dieses Buch, Bd. II, Kap. XVI.

2) Rodewald, Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, Bd. 19, p. 291; 1887, Bd. 18, p. 342. — Ueber die Methodik siehe dieses Buch, Bd. II, p. 836.

3) G. Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1893, 7. sér., Bd. 18, p. 1. Z. Th. auch schon Bullet. d. l. soc. botan. d. France 1880, Bd. 27, p. 141. — Ueber die Methode vgl. Bd. II, p. 836. — Ueber Gährungsprocesse siehe Bd. II, § 158.

4) Einer calorie (cal. = Erwärmung von 1 gr H_2O von 0 auf 1° C.) entspricht eine Arbeit von 42850 Grammcentimeter.

5) Die von Bonnier mitgetheilten Zahlenwerthe sind auf 1 Stunde und auf die

1) die empirisch gefundene Wärmemenge, 2) die nach der Kohlensäureproduction, 3) die nach dem Sauerstoffconsum unter der oben erwähnten Voraussetzung berechneten Wärmeentwickelungen. Bei Keimpflanzen, die eben die Wurzeln entwickelt hatten, und bei denen sich $\frac{CO_2}{O}$ zu 0,65 ergab, wurden 3,72 Cal. gefunden, während sich nach der Kohlensäureproduction 1,74 Cal., nach dem Sauerstoffconsum 2,7 Cal. berechneten. Für die aufgeblühte Aehre ergab sich $\frac{CO_2}{O} = 1,05$, die gefundene Wärme zu 0,24 Cal., die nach der Kohlensäurebildung, sowie die nach dem Sauerstoffconsum berechnete Wärme zu 0,3 Cal.

Diese Thatsachen stehen in Uebereinstimmung mit den Erfahrungen über Athmungsthätigkeit und Eigenwärme, die ebenfalls zeigen, dass beide während der Keimung die höchsten Werthe erreichen, um fernerhin erheblich abzunehmen. Da ein erwachsener Mensch pro 1 Kilo Körpergewicht in 1 Stunde etwa 1,4 Cal., ein junger Hund aber z. B. bis 6,4 Cal. erzeugt, so sieht man aus den mitgetheilten Werthen wiederum, dass die Wärmeproduction bei lebhaft athmenden vegetabilischen Organismen ebenso gross sein kann, wie bei animalischen Organismen (II, p. 829).

Ob bei den Pflanzen, analog wie bei den Thieren (bei denen allerdings die experimentelle Prüfung leichter ist), mit der Steigerung der äusseren Arbeitsleistung eine Zunahme oder eine Abnahme der Wärmeproduction verknüpft ist, wurde noch nicht untersucht. Da überhaupt durch die spärlichen quantitativen Untersuchungen über die Wärmeproduction der Pflanzen eine tiefere causale Einsicht nicht gewonnen ist, so erscheint ein näheres Eingehen auf diese Studien nicht geboten. Zur Illustration und zur weiteren Ausmalung des in diesem Paragraphen Gesagten müssen wir aber im Folgenden noch eine Reihe Erfahrungen über die Eigenwärme mittheilen, durch deren Verfolgung ebenfalls bis zu einem gewissen Grad eine qualitative Erkenntniss der maassgebenden Factoren möglich ist. Factisch ist auf solche Weise nicht nur die Existenz der Eigenwärme, sondern auch deren hauptsächliche Abhängigkeit von der Athmungsthätigkeit festgestellt, und umgekehrt kann z. B. nach einer Verwundung durch das leichter controlirbare Fortschreiten der Erwärmung der Verlauf der Athmung bei der Wundreaction verfolgt werden (II, § 157). Ueberhaupt wird, bei Constanz der wärmeableitenden Aussenbedingungen, durch eine jede Modification der Eigenwärme eine Veränderung der inneren Thätigkeiten angezeigt, und bei richtiger Versuchscombination wird es oft gelingen, zu ermitteln, ob das Resultat durch die Veränderung der wärmebildenden oder der wärmeverbrauchenden Processe verursacht ist. Auch ist allein durch die Controle der Eigenwärme gefunden worden, dass den Pflanzen die den homoiothermen Thieren zukommende Wärmeregulation abgeht, dass also die speciell auf diese Wärmeregulation bezüglichen Probleme in der Pflanzenphysiologie nicht in Frage kommen.

Methodisches. Die bedeutende Erwärmung des Blüthenstandes gewisser Aroideen (II, § 157) macht sich schon beim Anfühlen bemerklich und kann

---

im Text gekennzeichnete Cal. umgerechnet. — Beiläufig sei bemerkt, dass die Verbrennungswärme für 1 gr Kohlenhydrat ca. 3,6—4,1 Cal. beträgt, für 1 gr Fett ca. 9 Cal., für 1 gr Eiweiss ca. 5—6 Cal. Näheres bei Stohmann, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1890, Bd. 6, p. 334; 1892; Bd. 10, p. 410 u. s. w.

durch Anlegen eines Thermometers mit kleinem Quecksilbergefäss direct nachgewiesen werden. Um die Wärmebildung durch Zusammenhäufen von Pflanzentheilen[1]) zu demonstriren, bringt man eine grössere Menge Keimlinge von Vicia sativa, Pisum, Raphanus etc. oder Blüthen von Rheum, Matricaria Chamomilla u. s. w. in einen nicht zu kleinen Trichter um das Quecksilbergefäss eines Thermometers. Füllt man die Objecte in das in Fig. 88 abgebildete Glasgefäss, so lässt sich beim Durchleiten von Wasserstoff zugleich zeigen, dass mit dem Verdrängen der Luft die Temperaturerhöhung auf ein Minimum zurückgeht[2]). Handelt es sich nur darum, die Erwärmung bei Luftzutritt darzuthun, so kann man das Rohr *c* offen lassen und das Gefäss, nach Entfernung des unteren

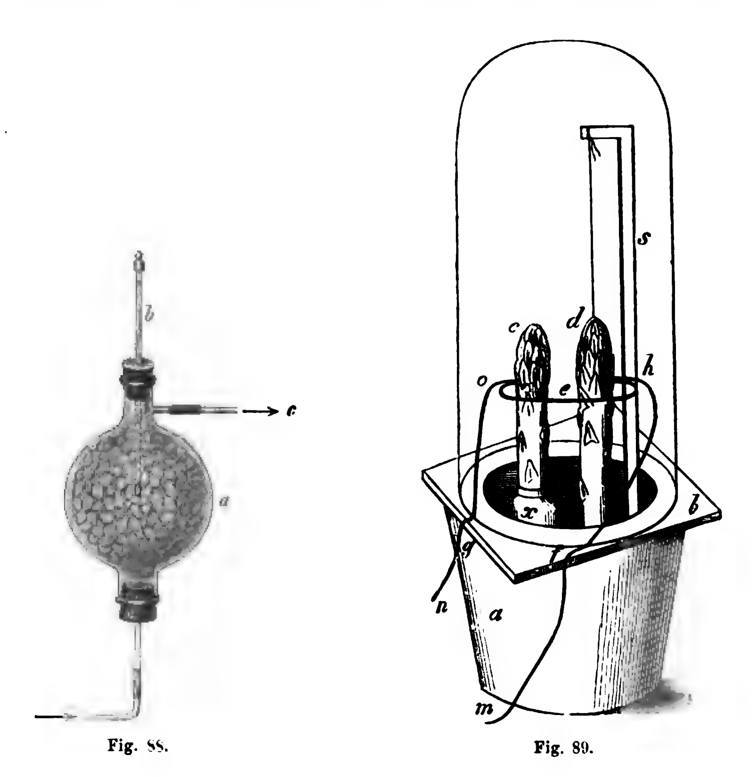


Fig. 88. Fig. 89.

Pfropfens, auf einen Glascylinder setzen, der etwas Natronlauge enthält, ein Verfahren, das man auch bei den Versuchen in einem Trichter anwendet. In letzterem Falle muss man zur Herabsetzung der Transpiration über das Ganze eine Glasglocke stülpen. Zum Vergleiche dient stets ein gleichartiges Gefäss, das in derselben Weise mit Objecten beschickt ist, die zuvor durch Erhitzen im Dampfstrom getödtet wurden.

Schon bei Verwendung von mässig grossen Gefässen ergeben Versuche mit

---

1) Das Zusammenhäufen wurde zum Nachweis der Wärmebildung angewandt von Göppert, Ueber Wärmeentwickelung in den lebenden Pflanzen 1832, p. 10.

2) Siehe Eriksson, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 105. Vgl. Bd. II, § 158.

den obengenannten und anderen lebhaft athmenden Objecten eine Temperaturerhöhung von einigen Graden. Bei Umhüllung mit Baumwolle u. s. w. oder bei Anhäufung einer grossen Menge wird die Temperatur häufig um 10 C. oder auch soweit gesteigert, dass die Pflanzen absterben. Falls sich dann Aspergillus fumigatus oder andere thermophile Mikroorganismen entwickeln, kann durch deren Thätigkeit die Temperatur bis zu 60 C. ansteigen [1]).

Zum Nachweis der geringen Erwärmung einzelner Sprosse u. s. w. wurde zuerst von Beek und Bergsma[2]), dann von Dutrochet[3]) und fernerhin von verschiedenen Forschern[4]) der thermoelektrische Strom verwandt. Wird z. B., wie es Dutrochet that, eine der beiden (gut lackirten) Spitzen, die durch das Zusammenlöthen des Kupferdrahtes (oder Neusilberdrahtes) *e* (Fig. 89) mit den Eisendrähten *m* und *n* entstanden sind, in den lebenden Spross *c*, die andere in den durch Hitze abgetödteten Spross *d* gesteckt (der an dem Träger *s* aufgehängt ist) und das Ganze mit einer Glocke bedeckt, so wird durch den Thermostrom die Temperaturdifferenz zwischen den beiden Sprossen angezeigt. Durch die Ablesung des Ausschlags an einem empfindlichen Spiegelgalvanometer lässt sich auf diese Weise ein Temperaturunterschied bis zu 1/500 C. ermitteln. Mit dieser Methode kann man natürlich auch an derselben Pflanze die Temperatur zweier benachbarter oder entfernter Punkte miteinander vergleichen.

Zur quantitativen Ermittelung der Wärmeproduction dienen die auch in der Physik üblichen Apparate, die insbesondere von Seite der Thierphysiologen den bestimmten Zwecken angepasst wurden[5]). Unter Verweisung auf die Handbücher der Physik und die thierphysiologischen Arbeiten sei nur bemerkt, dass Bonnier (vgl. II, p. 833) sowohl mit einem Wassercalorimeter, als auch mit einem sogenannten stationären Calorimeter arbeitete. Rodewald (II, p. 833) bestimmte dagegen mit Hilfe von eingesteckten Thermonadeln die stationäre Temperatur, auf welche sich das Versuchsobject unter constanten Aussenbedingungen einstellte, und berechnete daraus, unter Berücksichtigung der mitwirkenden Factoren, die in der Zeiteinheit erzeugte Wärmemenge.

Uebrigens wird auch durch die Differenz zwischen der Verbrennungswärme des Samens und der Keimpflanze annähernd das Wärmequantum angezeigt, das während der Zeit der Entwickelung entbunden wurde[6]). Dass die Menge des Wasserdampfs, der in dampfgesättigter Luft aus der Pflanze hervorgetrieben wird, kein exactes Maass für die producirte Wärmemenge abgiebt, wurde bereits in Bd. I, p. 228 erwähnt.

---

1) Cohn, Schlesische Gesellschaft für vaterländ. Cultur 1888, p. 150; Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1893, Generalvers. p. (66). Vgl. Bd. II, p. 89.

2) Van Beek und Bergsma, Observat. thermo-electriques s. l'élévation d. l. température d. fleurs d. Colocasia 1838.

3) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1839, II. sér., Bd. 12, p. 77; 1840, II. sér., Bd. 13, p. 5.

4) Rodewald, l. c. 1887, p. 276; 1888, p. 221; Seignette, Revue génerale d. Botanique 1889, Bd. 1, p. 574; Richards, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 31. — Näheres über die Methodik ist in diesen Arbeiten zu finden, sowie z. B. bei Cyon, Methoden der physiologischen Experimente 1876, p. 484; Hermann, Handbuch d. Physiologie 1882, Bd. 4, Th. 2, p. 305 u. s. w. — Die bolometrische Methode wurde in der Pflanzenphysiologie noch nicht zu Temperaturbestimmungen angewandt.

5) Siehe z. B. Rubner, Die calorimetrische Methodik 1891; Traité de physique biologique, publié p. d'Arsonval etc. 1901, p. 804.

6) Vgl. Wilsing, Jahresb. d. Agrikulturchemie 1884, p. 118.

§ 157. Die Erwärmung der aeroben Pflanzen.

Besonders ansehnlich ist die Wärmeproduction bei den Blüthenkolben verschiedener Aroideen, an denen auch, und zwar bei Arum italicum, von Lamarck[1]) die Selbsterwärmung pflanzlicher Objecte entdeckt wurde. Bei Arum italicum und maculatum wird sehr gewöhnlich eine Temperaturerhöhung von 6—10 C. abgelesen, wenn das Quecksilbergefäss des Thermometers der in freier Luft befindlichen Keule oberhalb der Blüthen angepresst wird. Bei Arum italicum wurde zuweilen sogar, im Vergleich zur umgebenden Luft, eine Temperaturerhöhung bis zu 17,6 C. beobachtet. Dieser Temperaturüberschuss stieg auf 27 C., als G. Kraus 5 Keulen um ein Thermometergefäss gruppierte, und erreichte sogar 35,9 C., als diese Keulen mit einem Tuch umgeben waren. In diesem Falle wurde demgemäss (bei einer Lufttemperatur von 15,4 C.) die Keule auf 51,3 C.[2]), also auf eine Temperatur gebracht, die voraussichtlich auf die Dauer nicht ertragen wird (II, § 63). Eine ähnliche Temperatursteigerung wurde schon vor langer Zeit von Huber[3]) bei Arum cordifolium (Colocasia odora) beobachtet. Anscheinend ist der Spadix (soweit er ansehnlich entwickelt ist) bei allen Aroideen zu einer mehr oder weniger bedeutenden Selbsterwärmung befähigt.

So weit bekannt, tritt diese ansehnliche Selbsterwärmung nur während der Zeit des Blühens ein. Bei Arum italicum und maculatum (vielleicht bei allen Aroideen) beginnt die Temperaturerhöhung erst mit dem Aufblühen und dem Oeffnen der Spatha, steigt dann 3—4 Stunden, hält sich 1—2 Stunden annähernd auf dem Maximalwerth, um dann abzunehmen und im Verlaufe einiger Stunden zu schwinden. Damit ist bei diesen Pflanzen die Erwärmungsperiode beendet, während bei anderen Aroideen und einigen anderen Pflanzen eine periodische Wiederholung der Erwärmung eintritt (II, p. 842). Die Selbsterwärmung kann übrigens bei Arum maculatum und italicum zu jeder Tageszeit eintreten, erreicht indess häufig zwischen 6—9 Uhr Abends ihr Maximum, weil das Oeffnen der Spatha zumeist

1) Lamarck, Flore française 1778, Bd. 3, p. 538. Vgl. G. Kraus, l. c. 1882, p. 10. — In der Folgezeit wurden dann Versuche mit verschiedenen Aroideen ausgeführt, u. a. von: Senebier, Physiolog. végétale 1800, Bd. 3, p. 314; Huber, Journal d. physique 1804, Bd. 59, p. 281; Göppert, Ueber Wärmeentwickelung i. d. lebenden Pflanzen 1832, p. 25; Vrolik u. de Vriese, Annal. d. scienc. naturell. 1836, II. sér., Bd. 5, p. 142; 1839, II. sér., Bd. 11, p. 77; van Beek u. Bergsma, Observations thermo-électriques sur l'élévation d. tempér. d. fleurs d. Colocasia odora 1838; M. Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1840, II. sér.. Bd. 13, p. 65; Brogniart, Nouvell. Annales d. Musée d'histoire naturelle 1843, Bd. 3, p. 153; Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 255; Romer, Mittheilg. d. naturwiss. Vereins von Neu-Vorpommern u. Rügen 1870, p. 51; Hoppe, Nova Acta d. Leopold. Carol. Akad. 1879—80, Bd. 41, p. 199; G. Kraus, Ueber die Blüthenwärme bei Arum italic. I, 1882; II, 1884 (Separat. a. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle Bd. 16); Annal. d. jardin. botan. d. Buitenzorg 1896, Bd. 13, p. 217; Passerini, Nuov. giornale botanic. italiano 1901, Bd. 8, p. 64.

2) G. Kraus, l. c. 1882, p. 12; 1884, p. 79.

3) Huber, l. c. Vgl. G. Kraus, l. c. 1882, p. 12.

in den späten Nachmittags- oder frühen Abendstunden beginnt. Die Erwärmung wird aber bei diesen Pflanzen hauptsächlich in der Keule ausgeführt, die sich z. B. in Versuchen Dutrochet's bis zu 8,2 C. über die Lufttemperatur erwärmte, während der Temperaturüberschuss in der Region der männlichen Blüthen nur auf 4,9 C., in der Region der weiblichen nur auf 1,4 C. stieg[1]). Jedoch mögen bei diesen oder anderen Aroideen gewisse Abweichungen vorkommen. Schon der Umstand, dass das Wärmemaximum in den verschiedenen Theilen nicht zu derselben Zeit eintritt, macht es verständlich, dass die Angaben der Forscher nicht immer übereinstimmen.

Ein Temperaturüberschuss bis 5 C., oder auch über 10 C., wurde ferner in freier Luft u. a. bei den Blüthenständen einiger Cycadeen[2]) und Palmen[3]), sowie in den Blüthen von Nelumbo nucifera[4]) und Victoria regia[5]) beobachtet. In letzterer erwärmen sich besonders die Staubgefässe, die vielfach eine höhere Temperatur anzunehmen scheinen, als die weiblichen Organe. Wenigstens fand Saussure[6]) in der männlichen Blüthe von Cucurbita einen Temperaturüberschuss von 4—5 C., in den weiblichen aber nur einen solchen von ca. 3 C. In den nicht massig entwickelten Blüthen und Blüthenständen ist übrigens die Temperaturerhöhung im allgemeinen gering, scheint jedoch öfters etwas ansehnlicher zu sein als bei Laubblättern. Es hängt dieses offenbar damit zusammen, dass die Blüthen vielfach verhältnissmässig stark athmen, und dass insbesondere zur Zeit des Aufblühens die Athmung und damit die Körpertemperatur häufig eine Steigerung erfahren[7]).

In den vegetativen Organen pflegt die Temperaturerhöhung sehr gering

1) Das Mitgetheilte ist in der Hauptsache den citirten Arbeiten von G. Kraus entnommen. Dass dieser keine Erwärmung der weiblichen Blüthen fand, ist verständlich, wenn man beachtet, dass von ihm die Temperatur durch Anlegen eines Thermometers, von Dutrochet aber mit Hilfe einer thermoelektrischen Nadel bestimmt wurde. Die Angabe einiger Forscher, dass auch bei Arum italicum die Erwärmung sich wiederholt, ist nach G. Kraus nicht zutreffend. — Wie aus der kritischen Beleuchtung bei G. Kraus (l. c. 1882, p. 18) hervorgeht, ist aus den vorliegenden Versuchen nicht sicher zu entnehmen, ob die centralen oder die peripheren Gewebe der Keule am reichlichsten Wärme produciren.

2) G. Kraus, l. c. 1896, p. 218, wo auch frühere Beobachtungen citirt sind.

3) G. Kraus, l. c. 1896, p. 251.

4) K. Miyake, Physiolog. observat. on Nelumbo nucifera 1898, p. 18 (Sep. a. Botanical Magazine Tokyo, Bd. 12).

5) Caspary, Flora 1856, p. 218; E. Knoch, Bibliothec. botanic. 1899, Heft 77, p. 44. — Von Bory d. St. Vincent (Journal d. physique 1804, p. 289) werden erhebliche Temperaturerhöhung (zum Theil nach dem Schmelzen von aufgetragener Kakaobutter) für die Blüthen von Pandanus utilis u. Cannaceen angegeben.

6) Saussure, Annal. d. chim. et d. phys. 1822, Bd. 21, p. 296. Die Temperatur dieser und verschiedener anderer Blüthen wurde mit einer Art Luftthermometer gemessen. — Einige Beobachtungen an Blüthen von Cactus und Pancratium bei C. H. Schulz, Die Natur d. lebendigen Pflanze 1828, p. 185.

7) Vgl. Bd. I, p. 529. Die Sexualorgane mögen aber in der Blüthenknospe etwas lebhafter athmen, da Dutrochet (l. c. 1840, p. 81) in den Blüthenknospen von Rosa, Papaver somniferum, Paeonia offic. einen Temperaturüberschuss (gegenüber der umgebenden, dampfgesättigten Luft) erst dann fand, wenn die thermoelektrische Nadel durch die Blüthenhülle bis in das Ovarium geführt war.

zu sein, so dass Dutrochet[1]), sogar an lebhaft arbeitenden Sprossen, im höchsten Falle (bei Euphorbia lathyris) einen Temperaturüberschuss von 0,34 C. beobachtete, als er, nach der II, p. 836 erwähnten, thermoelektrischen Methode, freistehende Sprosse (bei günstiger Aussentemperatur) in dampfgesättigter Luft untersuchte. In der Regel überstieg die Erwärmung nicht wesentlich 0,1 C. und fiel zum Theil erheblich geringer aus. Ja bei manchen Sprossen, Rhizomen, reifen Früchten etc.[2]) konnte ein Temperaturüberschuss nicht gemessen werden. Indess lässt das positive Resultat beim Zusammenhäufen grösserer Massen keinen Zweifel, dass bei allen lebensthätigen Pflanzen etwas Wärme entbunden wird (II, p. 832). Dass und warum aber die Temperatur bei den in Luft befindlichen Pflanzenorganen in Folge der Transpiration etwas unter der Lufttemperatur liegen kann, wurde schon (II, p. 829) erwähnt, und es sei nur noch mitgetheilt, dass Dutrochet (l. c.), bei Vergleich mit der umgebenden Luft, nicht selten eine Temperaturerniedrigung bis zu 0,5 C. beobachtete. Befand sich aber die vergleichende Löthstelle der Thermonadel (wie in Fig. 89 bei *h*) in einem abgetödteten Sprosse, so zeigte sich dieser etwas kühler, weil offenbar die Transpiration mit der Tödtung gesteigert wurde (I, p. 221).

Dass bei den Aeroben fast die gesammte Wärme durch die physiologische Verbrennung bei der Sauerstoffathmung geliefert wird, geht daraus hervor, dass, wie Vrolik und de Vriese[3]) und einige andere Autoren[4]) zeigten, der Temperaturüberschuss (auch die hohe Erwärmung des Kolbens der Aroideen und zusammengehäufter Pflanzenmassen) schwindet, wenn die Luft durch Stickstoff oder Wasserstoff verdrängt wird. Denn durch die intramoleculare Athmung der Aeroben wird so wenig Wärme frei, dass es schon besonderer Vorsichtsmaassregeln bedarf, um einen geringen Temperaturüberschuss nachzuweisen (vgl. II, § 158). Ferner wurde bereits von Saussure[5]) erkannt, dass der Blüthenstand der Aroideen zur Zeit der stärksten Erwärmung am reichlichsten Sauerstoff consumirt, und dass der Sauerstoffverbrauch in der sich nur wenig erwärmenden Spatha verhältnissmässig gering ist. Im allgemeinen deuten auch die anderweitigen Versuche von Saussure[6]), Dutrochet (l. c.), Wiesner[7]) etc. darauf hin, dass bei Stengeln, Keimpflanzen, Blüthen etc. die höchste

---

1) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1840, II. sér., Bd. 13, p. 14. Bei Dutrochet und ferner bei Mac Nab (Bot. Ztg. 1873, p. 560) finden sich auch Beobachtungen an Agaricus, Boletus, Lycoperdon. — Vgl. auch diesen Bd. II, p. 829.

2) An Knollen wurde ein gewisser Temperaturüberschuss beobachtet von M. A. Seignette, Revue générale d. Botan. 1889, Bd. 1, p. 573. Vgl. übrigens diesen Bd. II, p. 832 Anm. [Dixon, Transact. of the Irish Academy 1903, Bd. 32, III, p. 145.]

3) Vrolik u. de Vriese, Annal. d. scienc. naturell. 1839, II. sér., Bd. 11, p. 79. — Ein Erlöschen der Eigenwärme nach dem Bestreichen des Blüthenstands von Colocasia odora mit Oel beobachtete bereits Huber, Journal d. physique 1804, Bd. 59, p. 284. Vgl. auch G. Kraus, l. c. 1884, p. 60.

4) J. Eriksson, Unters. a. d. Botan. Institut zu Tübingen 1881, Bd. 1, p. 105; G. Kraus, l. c. 1884, p. 61.

5) Saussure, Annal. d. chim. et d. phys. 1822, Bd. 21, p. 283. Auch Dutrochet (l. c. 1840, p. 6) sah die Erwärmung als eine nothwendige Folge der Athmung an. Siehe ferner Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 250.

6) Saussure, Mémoires d. Génève 1833, Bd. 6, p. 251, 558.

7) Wiesner, Versuchsstationen 1872, Bd. 15, p. 155.

Erwärmung mit der stärksten Athmungsthätigkeit zusammenfällt. Ebenso zeigen die quantitativen Versuche Bonnier's[1]), dass in der Entwickelungsperiode der Keimpflanzen das Maximum des Sauerstoffconsums und der Wärmeproduction zusammenfallen. Eine völlige Uebereinstimmung mit der Athmungscurve (vgl. I, p. 519) ist indess nach den früheren Erörterungen (II, § 156) nicht einmal in Bezug auf die producirte Wärmemenge und noch weniger in Bezug auf den Temperaturüberschuss zu erwarten, der ja von sehr verschiedenen Factoren abhängig ist.

In der nachstehenden Tabelle ist ein Versuch Garreau's (l. c.) mit Arum italicum mitgetheilt, in dem gleichzeitig der Temperaturüberschuss der Keule und der Sauerstoffconsum bestimmt wurden. Durch den Tubulus der kleinen, graduirten Glocke (*a* in Fig. 90) war ein Thermometer *b* geführt, das der Keule des von der Spatha befreiten und in das Gefäss *c* eingesetzten Blüthenstands angelegt war. Keule und Thermometer waren in der aus der Figur ersichtlichen Weise von der Taffethülle *d* umschlossen. Zur Absorption der Kohlensäure war mit Kalilauge die Wandung der Glocke bestrichen, welche in die mit Wasser gefüllte Schale *e* eingestellt wurde. Aus dem Steigen des Wassers wurde der consumirte Sauerstoff berechnet (vgl. Bd. I, p. 528). In den 6 Beobachtungsstunden (Lufttemperatur 16 C.) wurden 470 ccm Sauerstoff verbraucht, während der Sauerstoffconsum in den folgenden 18 Stunden, in denen der Blüthenstand nur eine geringe Eigenwärme zeigte, nur 300 ccm betrug. Dass in Folge der überaus energischen Athmungsthätigkeit nach G. Kraus[2]) das Trockengewicht des Kolbens von Arum italicum in einigen Stunden um 75 Proc. abnimmt, wurde schon früher (I, p. 527) erwähnt.

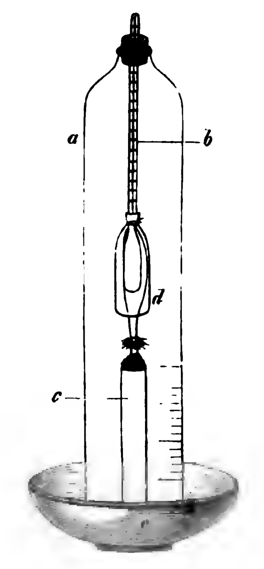


Fig. 90. (Nach Garreau.)

Beobachtungs-zeit	Temperatur-überschuss der Keule ° C.	Mittlerer Temperaturüberschuss pro Stunde ° C.	Verbrauchter Sauerstoff ccm	Volumen des Blüthenstandes = 1 gesetzt, sind folgende Multipla von Sauerstoff verbraucht ccm
4 Nachm.	2.5			
		3,5	43	10.0
5 »	4,5			
		6,1	70	15,5
6 »	7.7			
		8,6	95	21,1
7 »	9,5			
		10,5	140	31,1
8 »	11,5			
		10,0	85	18,9
9 »	8,5			
		5,7	35	7,7
10 »	3,0			

1) Bonnier, Annal. d. scienc. naturell. 1893, VII. sér., Bd. 18, p. 33. Vgl. Bd. II, p. 834.

2) G. Kraus, l. c. 1884, p. 9, 67; l. c. 1896, p. 271. Siehe auch E. Knoch, l. c. 1899, p. 52.

Bei solcher Abhängigkeit wird sich vermuthlich durch nähere Studien ergeben, dass jede autogene oder aitiogene Verschiebung der Athmungsthätigkeit im allgemeinen auch eine gleichsinnige Veränderung der Wärmeproduction mit sich bringt. So wurde in den mehr beiläufigen Beobachtungen[1]) bei Abnahme der Aussentemperatur eine Verminderung des Temperaturüberschusses und von Bonnier (l. c. p. 21) auch eine Verminderung der Wärmeproduction gefunden, die z. B. bei den Keimpflanzen von Triticum für 1 Kilo und 1 Stunde (vgl. II, p. 834) bei 15,8 C. = 2,1 Cal., bei 5,7 C. = 0,18 Cal. ergab. Liegen auch keine speciellen Untersuchungen über die Wärmeproduction bei Steigerung der Temperatur über das Wachsthumsoptimum vor, so weisen doch die Erfahrungen, dass sich die Blüthenstände der Aroideen und die zusammengehäuften Massen anderer Pflanzen bis zur Tödtungstemperatur erwärmen, darauf hin, dass die Wärmeproduction, ebenso wie die Athmung, mit der Temperatur ansteigt[2]).

Ferner liegen keine näheren Untersuchungen über die Beeinflussung der Wärmeproduction durch die Partiärpressung des Staucrstoffs vor. Wenn aber, wie Vrolik und de Vriese (l. c. p. 77) für den Spadix von Colocasia odora, J. Schmitz (l. c. p. 51) für die Knospen von Aesculus hippocastanum angeben, die Verdrängung der Luft durch reinen Sauerstoff eine Temperaturerhöhung des Versuchsobjectes verursacht, so ist anzunehmen, dass gleichzeitig eine Steigerung der Athmung eintritt (vgl. Bd. I, p. 547).

Es wurde bereits (I, p. 576) hervorgehoben, dass durch die Verwundung gleichzeitig die Athmungsthätigkeit und die Wärmeproduction gesteigert werden. Demgemäss lässt sich, wie Richards[3]) fand, nach der Verletzung eine Temperatursteigerung sowohl bei angehäuften Pflanzen, als auch (mittelst thermoelektrischer Messung) bei einem einzelnen Organe nachweisen. Mit Hilfe der thermoelektrischen Methode konnte Richards z. B. zeigen, dass sich die Temperatursteigerung, also auch die fieberhafte Erregung der Athmungsthätigkeit, bei der Kartoffelknolle nicht so weit ausbreitet, als bei der Küchenzwiebel. So war nach dem Zerschneiden der Kartoffel schon bei 20 mm Abstand von der Schnittfläche zu keiner Zeit eine Temperaturerhöhung zu erkennen, die in einem concreten Falle bei 15 mm Abstand auf 0,05 C. und dicht hinter der Schnittfläche auf 0,21 C. stieg. Bei der Zwiebel dagegen, bei welcher in einem Versuche die maximale Temperaturerhöhung dicht an der Schnittfläche

---

1) Siehe z. B. Saussure, l. c. 1833, p. 251; J. Schmitz, Ueber die Eigenwärme d. Pflanze 1870, p. 22. Weitere Belege in den auf Aroideen bezüglichen Temperaturmessungen von Hoppe (l. c.) und einigen anderen Forschern. — Ueber die Temperaturcurve der Athmung siehe Bd. I, p. 572.

2) Auf die Angabe von Saussure (l. c. 1822, p. 298), dass die Eigenwärme der Blüthe von Cucurbita schon über 15—20° C. sinke, und jene von Vrolik und de Vriese (l. c. 1836, p. 140, vgl. auch Caspary, Flora 1856, p. 219), dass die Eigenwärme im Spadix von Colocasia über 30° C. abnehme, ist kein Gewicht zu legen, da nicht einmal zu ersehen ist, ob etwa eine Steigerung der Transpiration compensirend eingriff. Auch ist nicht untersucht, ob unter den obwaltenden Versuchsbedingungen mit der Temperaturerhöhung vielleicht auch die Athmungsthätigkeit reducirt wurde.

3) H. M. Richards, Annals of Botany 1897, Bd. 11, p. 29. Eine vorläufige Mittheilung in Bericht. d. Sächsisch. Gesellsch. d. Wissenschaft 27. Juli 1896.

0,28 C. betrug, trat auch noch in einer Entfernung von 15 mm eine Temperatursteigerung von 0,17 C. ein[1]).

Bei den Anhäufungsversuchen ermittelte Richards die Temperaturerhöhung der Pflanzenmasse, welche sich vor dem Verletzen, und nachdem die einzelnen Objecte in einige Stücke zerschnitten waren, einstellte. Bei den thermoelektrischen Messungen (vgl. II, p. 836) wurde je eine Löthstelle in eine Kartoffel (oder Zwiebel etc.) eingestossen. Nachdem sich dann ergeben hatte, dass z. B. zwischen den beiden unverletzten Kartoffeln, nach Erreichung des Gleichgewichtszustandes, keine Temperaturdifferenz bestand, wurde die eine Kartoffel in der Nähe der Nadel oder an einer anderen Stelle durchschnitten. In einem concreten Falle (Lufttemperatur 24 C.) wurden dicht an der Schnittfläche folgende Temperaturerhebungen gegenüber der intacten Kartoffel beobachtet: Nach 2 Std. 0,09, nach $4^1/_2$ Std. 0,19, nach $8^1/_2$ Std. 0,31, nach $12^1/_2$ Std. 0,21, nach $40^1/_2$ Std. 0,02 C.; nach $3^3/_4$ Tag war die Temperaturdifferenz verschwunden. Die Curven für die Steigerung der Temperatur und der Athmung haben also, wie beim Vergleich mit den Bd. I, p. 576 angeführten Zahlen zu ersehen ist, einen ähnlichen Verlauf. Die Abgabe der producirten Wärme durch Strahlung, sowie insbesondere durch Leitung in dem Pflanzengewebe, machen es verständlich, dass die Steigerung der Athmung verhältnissmässig höher ausfällt, als die der Temperatur. Da die intacte Kartoffel ungefähr 0,16 C. wärmer war, als die umgebende Luft, so wurde in obigem Versuche immerhin nahezu die Verdoppelung dieses Temperaturüberschusses erreicht. Im grossen und ganzen dürfte aber die Wärmeproduction ungefähr in gleichem Grad wie die Athmung, also bei dem Zerschneiden einer Kartoffel in 4 Stücke ungefähr um das 10fache, erhöht werden. Diese Gesammtleistung fällt vornehmlich auf die der Wunde benachbarten Gewebe, in denen somit eine gewaltige Steigerung der Athmungsthätigkeit und der Wärmeproduction eintreten muss.

Aus dem Mitgetheilten ergiebt sich ohne weiteres, dass die Wärmeproduction der ganzen Pflanze und eines jeden Organes, in gleichem Sinne wie die Athmung und andere physiologische Vorgänge (bei Constanz der Aussenbedingungen) eine grosse Periode durchläuft (vgl. II, § 2, 57). In wie weit sich hierbei secundäre Maxima und kleinere Oscillationen einstellen, ist weder in Bezug auf die Athmungsthätigkeit, noch in Bezug auf die Wärmeentwickelung näher untersucht. Zu den periodischen Schwankungen gehören auch die täglichen Oscillationen des Temperaturüberschusses, die uns besonders auffällig bei den sich hoch erwärmenden Pflanzen entgegentreten. Jedoch finden sich solche Oscillationen nach Dutrochet (l. c. 1840, p. 41) auch in Sprossen, Früchten etc., bei deren geringer Erwärmung naturgemäss nur Schwankungen um kleine absolute Werthe möglich sind.

Die tägliche Periodicität der Erwärmung in dem Blüthenstand der Aroideen ergiebt sich aus den Untersuchungen von Vrolik und de Vriese (l. c.), van Beek und Bergsma, Dutrochet, Brogniart, Romer, Hoppe, sowie aus den Studien von G. Kraus (l. c. 1896)[2]), der ausserdem die tägliche Wärme-

1) Ueber die Ausbreitung der durch Verwundung veranlassten Plasmaströmung siehe Bd. II, p. 818.

2) Siehe die Citate II, p. 837 Anm. Ueber die Blüthe von Victoria regia vgl. Knoch, l. c. p. 44.

periode auch bei dem Blüthenstand von Cycadeen und Palmen verfolgte. Im allgemeinen lässt sich selbst bei denjenigen Beobachtungen, die im Freien, also bei Inconstanz der Aussenbedingungen, angestellt wurden, eine von den Temperaturschwankungen der Luft unabhängige, tägliche Periodicität der Erwärmung erkennen[1]), die aber auch da auftrat, wo für genügende Constanz der Temperatur etc. gesorgt war. Das war u. a. der Fall in den Versuchen, die van Beek und Bergsma bei ca. 17 C. mit einer im Zimmer befindlichen Pflanze von Colocasia odora (Arum cordifolium) anstellten. Aus den Resultaten der thermoelektrischen Temperaturbestimmungen (II, p. 836) theile ich hier nur einige Angaben mit, die sich auf die Keule in der Region der sterilen männlichen Blüthen beziehen, und bemerke, dass die gleichzeitigen Messungen in der Region der fertilen männlichen Blüthen ein im wesentlichen analoges Resultat ergaben. Für die besagte Zone wurde das Maximum der Erwärmung über die Lufttemperatur am ersten Beobachtungstage um 2 Uhr Nachm. = 10,6 C., am zweiten Tage um 5 Uhr Nachm. = 14,7 C., am dritten Tage um $2^1/_2$ Uhr Nachm. = 20,2 C., am vierten Tage um 2 Uhr Nachm. = 11,1 C. gefunden. Nach Ueberschreitung des Maximums fiel dann die Temperatur, ähnlich wie bei Arum italicum (II, p. 837), in einer Reihe von Stunden soweit, dass in der fraglichen Zone am Abend und am Morgen nur ein Temperaturüberschuss von 1,3 C. bis ca. 5 C. gemessen wurde. Weiterhin begann dann die Temperatursteigerung, durch welche in einigen Stunden wiederum das tägliche Maximum erreicht wurde.

Uebrigens stellt sich das Maximum sogar bei derselben Pflanzenart nicht immer zu derselben Zeit ein und erfährt nicht selten in den aufeinanderfolgenden Tagen eine nicht unerhebliche Verfrühung oder Verspätung (vgl. besonders G. Kraus l. c.). Aus den Beobachtungen an verschiedenen Arten ist aber zu ersehen, dass das Maximum zwar in der Regel in die Tageszeit fällt, aber sowohl in den Morgenstunden, als auch in den Mittag- und Abendstunden beobachtet wurde.

Da Arum maculatum und italicum sich nur einmal hoch erwärmen (II, p. 837), so wird bei ihnen natürlich keine so auffällige periodische Schwankung der Erwärmung beobachtet. Jedoch kommt nach Dutrochet[2]) dem Blüthenstand dieser Pflanzen vor und nach der hohen Temperatursteigerung, ebenso wie anderen Pflanzentheilen, eine tägliche Erwärmungsperiodicität zu. Diese bewegt sich indess in engen Grenzen, da Dutrochet bei den thermoelektrischen Messungen von Sprossen, Früchten etc. zumeist nur eine Temperaturerhöhung beobachtete, die geringer ausfiel als bei den Sprossen von Euphorbia lathyris, d. h. im Maximum weniger als 0,34 C. betrug (II, p. 839)[3]). Uebrigens trat bei den benutzten Objecten, die sich während der Versuchszeit im dampfgesättigten Raum befanden, die maximale Erwärmung am Tage zwischen 10 Uhr Morgens und 3 Uhr Nachmittags ein und fiel dann so ab, dass am Abend und

1) Die Unregelmässigkeiten im Temperaturgang der Keule, die Hoppe (l. c. p. 239) bei Schwankungen der Lufttemperatur beobachtete, sind leicht zu verstehen, selbst wenn, was auch möglich wäre, ein plötzlicher Temperaturwechsel keine transitorische Reizwirkung ausübte. Uebrigens scheint die Keule von Arum gegen manche Eingriffe recht empfindlich zu sein, da nach G. Kraus (l. c. 1884, p. 52) schon durch eine Berührung der Stärkeverbrauch local herabgedrückt wird.

2) Dutrochet, l. c. 1840, p. 66. — Diese kleineren Oscillationen konnten naturgemäss von G. Kraus (l. c. 1884, p. 81; 1882, p. 1) bei seinen thermometrischen Messungen nicht beobachtet werden.

3) Auf eine tägliche Wärmeperiodicität weisen auch die Beobachtungen von J. Schmitz (Ueber die Eigenwärme der Pflanze 1870, p. 20) an den Knospen von Aesculus hippocastanum hin.

am frühen Morgen vielfach keine Temperaturdifferenz zwischen dem Objecte und der umgebenden Luft beobachtet wurde.

Sofern, wie Dutrochet (l. c.) angiebt, die tägliche Erwärmungsperiodicität der Sprosse etc. im Dunkeln einige Tage mit nachlassender Amplitude fortgesetzt und durch die Wiederkehr des täglichen Beleuchtungswechsels (bei ausserdem constanten Bedingungen) von neuem hervorgerufen wird, so dürfte es sich, wie bei der sich analog verhaltenden Tagesperiode der Wachsthums- und Bewegungsvorgänge u. s. w., um die Nachwirkung eines durch den Beleuchtungswechsel inducirten Vorgangs handeln (II, § 58, 98). Ob indess die periodischen Schwankungen bei den sich hoch erwärmenden Aroideen etc. ebenfalls durch den Beleuchtungswechsel verursacht werden oder auf andere Weise zu Stande kommen, ist noch nicht untersucht. Aber auch in Bezug auf andere Objecte muss die Causalität und der Zusammenhang der besprochenen Periodicität durch fernere Studien aufgeklärt werden. So ist noch nicht ermittelt, ob die Temperatursteigerung durch die Erhöhung der Athmungsthätigkeit oder durch die Reduction des Wärmeverlustes verursacht wird. Wenn factisch bei den bisherigen Untersuchungen keine ausgesprochene Tagesperiode der Athmungsthätigkeit erkannt wurde[1]), so ist doch wohl zu erwarten, dass die sehr ansehnliche periodische Temperaturerhöhung der Aroideen durch eine Steigerung der Athmungsthätigkeit erzielt wird. Uebrigens ist die sich täglich wiederholende Ansäuerung der Fettpflanzen mit einer periodischen Veränderung der Athmungsprocesse verknüpft (I, p. 532, 310).

Da die Tagesperiode der Erwärmung auch bei den sehr chlorophyllarmen Blüthenachsen der Aroideen, und, wie es scheint, auch bei den Hutpilzen gefunden wird, so kann sie nicht von dem rhythmischen Wechsel der Kohlensäureassimilation abhängen. Ferner kann diese Erwärmungsperiodicität nicht, oder doch nicht allgemein, durch eine Veränderung des Energieverbrauchs bei Zunahme und Abnahme der Wachsthumsthätigkeit bedingt sein. Denn wenn zumeist die Zuwachsbewegung am Tage, also dann, wenn die Körpertemperatur steigt, retardirt wird (I, § 58), so vollzieht sich doch die hohe Erwärmung bei den Aroideen in Organen, die nahezu ausgewachsen sind[2]), und nach Dutrochet (l. c.) kommt auch dem ausgewachsenen Cactusstengel eine tägliche Erwärmungsperiodicität zu. Die ansehnlicheren Temperaturerhöhungen kommen aber sicher nicht durch Absorption von Lichtstrahlen zu Stande. Sofern indess durch Beleuchtung die Transpiration vermehrt wird (I, p. 228), tritt ein Wärmeverbrauch ein, der also der Erwärmung am Tage gerade entgegenarbeitet. Uebrigens wird auch bei dem Menschen eine periodische Aenderung der Körpertemperatur beobachtet, die zur Zeit des Maximums, gegen Abend, im Durchschnitt etwa 1,2 C. höher zu stehen kommt, als am Morgen.

§ 158. Wärmebildung bei anaerober Thätigkeit.

Voraussichtlich wird auch in dem Betriebsstoffwechsel der Anaeroben immer eine positive Wärmetönung gewonnen. Thatsächlich ist bekannt, dass sich bei der Alkoholgährung (vgl. I, p. 565) (auch wenn sie ohne Zutritt von freiem

---

1) Dieses Buch, Bd. I, p. 573 und Kolkwitz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, Bd. 33, p. 128.

2) G. Kraus, l. c. 1884, p. 17. Was hier für Arum italicum und maculatum mitgetheilt ist, dürfte in der Hauptsache auch für die sich wiederholt erwärmenden, anderen Aroideen gelten.

Sauerstoff verläuft) die Flüssigkeit erheblich erwärmt. Ausserdem liegen keine eingehenden empirischen Untersuchungen über die Wärmebildung der mit oder ohne Gährung verlaufenden anaeroben Stoffwechselthätigkeiten vor[1]. Wenn man nun auch z. B. aus der Erwärmung des Mistes auf eine Wärmeproduction bei diesen Gährungsprocessen schliessen kann, die offenbar auch bei völligem Abschluss von freiem Sauerstoff eintritt, so ist man desshalb doch nicht berechtigt, generell zu fordern, dass bei der Realisirung eines zureichenden anaeroben Stoffwechsels unter allen Umständen Wärme frei werden muss. Denn es erscheint zwar nicht wahrscheinlich, aber doch nicht unmöglich, dass ein anaerober Stoffwechsel derart verläuft, dass aus der Summe der in ihm betheiligten Einzelprocesse eine negative Wärmetönung resultirt, dass also durch diese Eigenthätigkeit des Organismus fortwährend eine geringe Abkühlung unter die Temperatur der Umgebung bewirkt wird[2]. Auch ist früher (I, p. 538, 580) schon darauf hingewiesen, dass möglicherweise gerade gewisse (gährungsthätige oder nicht gährungsthätige) Anaeroben besonders ökonomisch arbeiten.

Eine bestimmte Schlussfolgerung lässt sich auch nicht aus dem Verhalten der obligaten Aeroben ableiten, bei denen nach der Entziehung des Sauerstoffs der Stoffumsatz in der intramolecularen Athmung nicht für die volle Erhaltung des vitalen Getriebes genügt (I, § 99, 102). Jedoch wird durch die intramoleculare Athmung eine gewisse Wärmemenge producirt, die freilich nur ausreicht, um (im Vergleich zu todten Objecten) eine Temperaturerhöhung von 0,1—0,3 C. in einer angehäuften Pflanzenmasse zu erzielen, in der sich bei Luftzufuhr eine Selbsterwärmung von 5—16 C. einstellen würde.

Ein derartiges Resultat erhielt Eriksson[3]) mit Keimpflanzen und Blüthen, auch mit dem Spadix von Arum maculatum, als er diese Objecte in den Fig. 88, p. 835 abgebildeten Apparat brachte und die Luft durch Wasserstoff verdrängte. Unter den angewandten Vorsichtsmaassregeln ist ausgeschlossen, dass die geringe Erwärmung durch das Zurückbleiben oder das Hinzutreten von geringen Sauerstoffmengen bedingt ist. Da ferner derselbe Temperaturüberschuss auch dann gefunden wird, wenn gut gewaschenes Material verwandt und durch entsprechende Temperirung dafür gesorgt wird, dass sich der stationäre Zustand schnell einstellt, so kann die Temperaturerhöhung nicht durch die Thätigkeit von anhängenden Mikroorganismen[4]) hervorgerufen werden und muss demgemäss durch die intramoleculare Athmung der Keimpflanzen etc. erzeugt werden.

Die ansehnliche Wärmeproduction bei der Alkoholgährung (I, p. 565), die eine Erwärmung der Flüssigkeit bis um mehr als 10° C. verursachen kann[5]),

---

1) Vgl. über Anaerobiose Bd. I, § 97, 98. — Von einer geringen Erwärmung bei der Sumpfgasgährung spricht z. B. Popoff, s. Botan. Jahrb. 1875, p. 286. [Rubner, Hygienische Rundschau 1903, Bd. 13, p. 753.]

2) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 189 und dieses Buch, Bd. II, p. 831 u. Kap. XVI.

3) J. Eriksson, Unters. a. d. Botan. Institut z. Tübingen 1881, Bd. 1, p. 105.

4) Die von Pasteur (Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1056, Étude s. l. bière 1876, p. 261) beobachtete, erhebliche Erwärmung von Früchten und fleischigen Wurzeln im sauerstofffreien Raum mag durch anaerobe Mikroorganismen hervorgerufen worden sein.

5) Thatsachen z. B. bei Dubrunfaut, Journal f. pract. Chemie 1856, Bd. 69, p. 444; Fitz, Bericht. d. chem. Gesellsch. 1878, p. 57; Brefeld, Landwirth. Jahrb. 1876, Bd. 5,

ist ja ebenfalls eine physiologische Zerspaltung, die sich ohne Mithilfe des freien Sauerstoffs abspielt. In der That werden bei der glatten Zerspaltung von 1 Grammmolecül (= 180 gr) Dextrose in Alkohol und Kohlensäure 33 Cal., also eine Wärmequantität gebildet, durch die (ohne Wärmeabgabe) ein Liter Wasser um ca. 33 C. erwärmt wird[1]. Dieser Werth ist allerdings 22—30 mal geringer, als die Wärmeproduction bei der vollständigen Verbrennung eines Grammmol. Dextrose, die 673,7 Cal. beträgt. Da sich bei der Gährung (ohne Zutritt von Sauerstoff) auch andere Processe abspielen (vgl. I, p. 565), so wird die real entwickelte Wärme nicht genau mit derjenigen übereinstimmen, die sich unter der Voraussetzung berechnet, dass die gesammte Zuckermenge glatt in Alkohol und Kohlensäure zerfällt. Wenn indess Bouffard (l. c.) bei der Vergährung von 180 gr Dextrose, anstatt der berechneten 32,07 Cal., empirisch nur eine Wärmebildung von 23,3 Cal. ermittelte, so muss dahin gestellt bleiben, ob die ansehnliche Differenz nicht durch irgend welche Bestimmungs- oder Calculationsfehler bedingt ist.

Auch bei der intramolecularen Athmung der Aeroben spielen sich Zerspaltungen ab, bei denen Alkohol und Kohlensäure gebildet werden (I, § 99). Da aber gleichzeitig andere Umsetzungen vor sich gehen, so lässt sich die reale Wärmebildung natürlich nicht aus der gebildeten Menge von Alkohol und Kohlensäure berechnen. Möglich aber, dass fernerhin die quantitative Kenntniss der Wärmetönung ein Hilfsmittel bietet, um, in Verbindung mit anderen Erfahrungen, nach gewissen Seiten einen Einblick in die Umsetzungen zu gewinnen, die bei der intramolecularen Athmungsthätigkeit vor sich gehen. Die bedeutend grössere Wärmeproduction bei der totalen Verbrennung macht es aber begreiflich, dass die Selbsterwärmung der Aeroben selbst dann auf ein Minimum sinkt, wenn in der intramolecularen Athmung ein ansehnliches, vielleicht sogar ein gleiches Quantum Kohlensäure gebildet wird, wie in der normalen Athmung.

Da bei der Zerspaltung von 1 Moleculargewicht Dextrose in 2 Molgew. Milchsäure 14,7 Cal., bei der Zerspaltung von 1 Molgew. Dextrose in 1 Molgew. Buttersäure und 2 Molgew. Wasserstoff 10,9 Cal. frei werden[2], so ist auch bei diesen Zerspaltungen in der Milchsäure- bezw. in der Buttersäuregährung eine Wärmeentwickelung zu erwarten. Die wirkliche Wärmetönung wird freilich schon bei der glatten Zerspaltung hinter den soeben angegebenen Zahlenwerthen zurückbleiben, die nur auf Grund der Verbrennungswärme, also unter Vernachlässigung von Lösungswärme u. s. w., berechnet sind. Ausserdem werden auch bei diesen Gährungen, neben den besagten Zerspaltungen, anderweitige Umsetzungen ausgeführt, durch welche die reale Wärmetönung in unbekannter Weise im positiven oder negativen Sinne beeinflusst wird.

Ueberhaupt sind viele der physiologisch wichtigen chemischen Zerspaltungen

---

p. 300; Eriksson, l. c.; Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 58; Bouffard, Compt. rend. 1895. Bd. 121, p. 136.

1) Vgl. Bouffard, l. c.; E. Duclaux, Traité de Microbiologie 1898, Bd. 2, p. 77. 739. Obiger Werth, der sich unter Berücksichtigung von Lösungswärme etc. berechnet, wird auf 22,3 Cal. reducirt, wenn man die Differenz zwischen der Verbrennungswärme von Dextrose (1 Molgew. = 673,7 Cal.) und Alkohol (2 Molgew. = 651,4 Cal.) in das Auge fasst. In Bezug auf diese 22,3 Cal. liefert also die totale Verbrennung der Dextrose ca. 30 mal, in Bezug auf den Werth von 33 Cal. ca. 21 mal mehr Wärme.

2) Vgl. R. O. Herzog, Zeitschr. f. physiolog. Chemie 1903, Bd. 37, p. 383, sowie die über Verbrennungswärmen und Wärmetönung handelnden Abschnitte in den Handbüchern über physikalische Chemie.

nur mit einer geringen positiven oder negativen Wärmetönung verknüpft[1]), und, wie schon (II, p. 845) bemerkt wurde, ist es nicht unmöglich, dass es Pflanzen giebt, bei denen sogar der eigentliche Betriebsstoffwechsel eine negative Wärmetönung liefert.

§ 159. Die Temperatur des Pflanzenkörpers unter normalen Bedingungen.

Wie wir hörten, wird die Temperatur des Pflanzenkörpers in der Hauptsache durch die Aussenbedingungen bestimmt, unter denen, neben der Temperatur der Umgebung, die Insolation als erwärmender Factor, die Transpiration, sowie der Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung als abkühlende Factoren eine hervorragende Rolle spielen. Diese und andere Factoren wirken aber nicht in derselben Weise auf die verschiedenen Theile einer Pflanze. So wird in der Regel die Wurzel eine andere Temperatur als der Stamm, ein besonnter Ast eine andere Temperatur als ein beschatteter besitzen. Hierdurch wird wiederum bewirkt, dass zwischen den ungleich temperirten Theilen ein Wärmeaustausch durch Leitung und durch die interne Wasserbewegung eintritt, durch den der Temperaturzustand eines Körpertheils etwas und zuweilen in erheblichem Grade beeinflusst wird.

Während ein Pilzfaden und auch ein dünner Spross schnell die Temperatur des umgebenden Mediums annimmt, können Stunden vergehen, bevor das Innere einer dicken Knolle oder eines mächtigen Baumstammes denjenigen Gleichgewichtszustand erreicht, der den veränderten (constanten) Temperaturverhältnissen der Umgebung entspricht. Diese sind aber dauernden Schwankungen unterworfen, und ferner kann, z. B. durch locale Insolation oder durch Hervortreten aus dem Wasser, erzielt werden, dass sogar benachbarte Stellen desselben Organes recht verschieden temperirt sind. Das Gedeihen der Pflanzen zeigt aber, dass solche Differenzen, überhaupt weitgehende allgemeine und locale Temperaturunterschiede und Temperaturschwankungen ertragen werden. Jedoch hat auch die Widerstands- und Accommodationsfähigkeit der Pflanze Grenzen, und es ist schon erwähnt worden (II, p. 304), dass eine Pflanze schliesslich in Folge der Störung des harmonischen Zusammenwirkens eingehen muss, wenn der Boden dauernd so kalt ist, dass den in warmer Luft befindlichen, oberirdischen Organen nicht genügend Wasser geliefert werden kann.

Auch bei der Beurtheilung des rein physikalischen Einflusses der Aussenbedingungen muss den jeweiligen (veränderlichen) Eigenschaften der Pflanze Rechnung getragen werden, durch die u. a. verursacht wird, dass bei Constanz der Aussenverhältnisse die Transpiration und damit die abkühlende Wirkung dieser modificirt wird (vgl. I, § 38). Uebrigens ist in Bd. II, § 156, 157 dargethan, in welchem Sinne und bis zu welchem Grade die Temperatur des Pflan-

---

1) Vgl. Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 189, wo zugleich betont ist, dass durchaus nicht alle enzymatischen Spaltungen mit negativer Wärmetönung verlaufen müssen, wie unter andern Nägeli wollte, der darin einen Unterschied von den mit positiver Wärmetönung verlaufenden Gährungen zu finden glaubte. Siehe ferner Herzog, l. c. u. s. w.

zenkörpers durch eine kräftige Transpiration herabgedrückt werden kann. Auch der Verbrauch und die Ausgabe von Kohlensäure und Sauerstoff, wie überhaupt der Gasaustausch, werden einen gewissen, wenn auch untergeordneten Einfluss auf den Temperaturzustand des Pflanzenkörpers ausüben.

Durch die directe Besonnung werden insbesondere massige Pflanzentheile häufig höher erwärmt, als die blanke Kugel des Thermometers. So stieg u. a. in Versuchen Askenasy's[1]) das zwischen die Rosettenblätter von Sempervivum alpinum geführte Thermometer bis 52 C. (Schattentemperatur 28,1 C.), während das den (dünneren) Blättern von Gentiana cruciata angepresste Thermometer nur 35 C. anzeigte, eine Temperatur, die auch an dem Thermometer abgelesen wurde, das zwischen die dicht stehenden Blätter von Aubrietia deltoidea geführt war. Die sog. Fettpflanzen können also durch die Insolation bis nahe an die Tödtungstemperatur erwärmt werden, die vielleicht erreicht würde, wenn nicht zugleich die mit der Insolation steigende Transpiration abkühlend wirkte. Wie die Transpiration wird auch die Abgabe der Wärme durch Strahlung durch die verhältnissmässig grössere Oberfläche der dünneren Blätter etc. begünstigt, die sich demgemäss bei gleicher Insolation weniger erwärmen.

Ausserdem kommen für die Erwärmung durch Insolation Färbung, Behaarung, Stellung der Blätter u. s. w. in Betracht. Dass die Färbung, in Folge der vermehrten Extinction der Sonnenstrahlen, die Erwärmung fördern muss, ist selbstverständlich, und es wurde bereits darauf hingewiesen, dass in den grün und anders gefärbten Blättern unter Umständen 50—90 Proc. der zugestrahlten Sonnenenergie absorbirt, d. h. in Wärmebewegung umgesetzt werden[2]). Auch ist bereits (II, p. 481, 695) auf die Stellungsänderung der Blätter als Schutzmittel gegen die zu starke Wirkung der Insolation hingewiesen. Es bedarf auch keiner besonderen Auseinandersetzung, dass und warum ein Haarkleid die Erwärmung durch Insolation verringert. Ferner mögen die Dämpfe von ätherischen Oelen einen gewissen Schutz gegen die Insolation gewähren, der aber nicht hoch anzuschlagen sein dürfte. Denn selbst bei denjenigen Pflanzen, die reichlichst ätherisches Oel produciren, wird offenbar die umgebende Luft nicht in dem Maasse und nicht auf eine solche Distanz mit den Dämpfen dieser Stoffe bereichert, dass die allerdings ansehnliche Extinctionswirkung der Oeldämpfe in erheblichem Grade die Erwärmung durch Insolation herabsetzen könnte[3]).

Sehr schlechte Wärmeleiter sind trockener Kork und Borke. Indess vermag eine dünne Korkschicht nicht eine hohe Erwärmung im Inneren eines

1) Askenasy, Bot. Ztg. 1875, p. 441. Weitere Beispiele unter anderm bei Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1892, Bd. 101, Abth. 1, p. 787; Passerini, Nuov. giornal. botan. italiano 1901, Bd. 8, p. 69. In Versuchen Rameaux's (Annal. d. scienc. naturell. 1843, II. sér., Bd. 19, p. 21) zeigte das mit der Kugel in einem besonnten, dünnen Ast steckende Thermometer 33° C., während es sich bei directer Insolation des Quecksilbergefässes auf 24° C. einstellte. Becquerel (Compt. rend. 1858, Bd. 47, p. 717) fand im Innern eines dicken, besonnten Pflaumenbaumes eine Temperatur von 37° C. — Weitere Beispiele in der fernerhin citirten Literatur. Aeltere Lit. bei Göppert, Die Wärmeentwickelung i. d. Pflanze 1830.

2) Vgl. Bd. I, p. 329 und die Bd. I, p. 495 Anm. citirte Literatur.

3) C. Detto, Flora 1903, p. 161; Volkens, Sitzungsb. d. Berlin. Akad. 1886, p. 78.

dünnen Zweiges zu verhindern. Auch in einem von ansehnlicher Borke umgebenen Stamme kann die Temperatur bei langer Insolation bis über 40 C. steigen. Dabei kann der Stamm an der besonnten Seite bis zu 20 C. wärmer werden, als an der Schattenseite [1]).

Aus rein physikalischen Gründen wird bei jeder Pflanze mit dem Wechsel der Aussenbedingungen die Ausgabe von Wärme und damit die Ausgleichung des Temperaturüberschusses modificirt. Es bedarf aber keiner besonderen Erklärung, warum die Berührung mit Wasser stärker abkühlend wirkt, als die Berührung mit Luft, und warum die Luftbewegung (abgesehen von der Steigerung der Transpiration) die Wärmeabgabe befördert. Ebenso beruht es auf rein physikalischen Verhältnissen, dass sich auch die Pflanzen in klaren Nächten stärker abkühlen, weil sie dann ungehindert gegen den kalten Weltenraum ausstrahlen, während durch eine Wolkenschicht, analog wie durch ein ausgespanntes Tuch, der Wärmeverlust durch Strahlung herabgesetzt wird. In der That werden in der eine grosse Oberfläche bietenden Pflanzenmasse eines Rasens, gegenüber dem in der Luft hängenden Thermometer, Temperaturerniedrigungen bis zu 6 und 8 C. gefunden [2]), und es wurde schon mitgetheilt (II, p. 304), dass desshalb Pflanzen erfrieren können, obgleich das freie Thermometer nicht unter den Nullpunkt sinkt. Diese Abkühlung hat andererseits die ökologisch wichtige Thaubildung zur Folge, die der zu weit gehenden Abkühlung entgegengearbeitet, da durch die Condensation des Wasserdampfes eine erhebliche Wärmemenge frei wird [3]).

Ferner spielt bei der Temperirung der Pflanze die Schnelligkeit eine Rolle, mit der die Ausgleichung einer Temperaturdifferenz erfolgt, welche einmal durch Leitung und ausserdem durch die Wasserbewegung vermittelt wird. Durch die normale Wasserbewegung in der transpirirenden Pflanze (I, Kap. VI) wird also das Innere des Stammes abgekühlt, wenn das aus den Wurzeln kommende Wasser kühler ist. Demgemäss fand Rameaux [4]) bei einem transpirirenden Baum das Innere des insolirten Stammes um 10 C. kühler, als das Innere eines Stammes, dessen Aeste todt waren. Bei beiden Pflanzen stellte sich aber allmählich eine fast übereinstimmende Temperatur ein, nachdem die Aeste des belaubten Baumes abgeschnitten worden waren.

---

1) Vgl. z. B. Ihne, Botan. Centralbl. 1883, Bd. 15, p. 231; Müller-Thurgau, Landwirth. Jahrbüch. 1886, Bd. 15, p. 531; R. Hartig, Forstl. naturwiss. Zeitschrift 1892, Heft 3, 10, 12; Prinz, Botan. Jahresber. 1894, I, p. 226; Büsgen, Bau und Leben d. Waldbäume 1897.

2) Boussingault, Die Landwirthschaft, übers. von Graeger 1851, II. Aufl., p. 401; Agronom., Chim. agricole et Physiol. 1861, Bd. 2, p. 380; Tyndall, Fragmente a. d. Naturwissensch. übers. von H. Helmholtz 1874, p. 282; Müller-Thurgau, l. c. 1886, p. 557; Th. Hormén, Bot. Ztg. 1894, p. 277.

3) Siehe ausser den in der vorigen Anmerkung citirten Schriften z. B. Jamin, Naturforscher 1879, p. 140; Wollny, Forschung. a. d. Gebiete d. Agriculturphysik 1892, Bd. 15.

4) Rameaux, l. c. p. 23. Dahin gehört auch die Beobachtung Th. Hartig's (Botan. Jahresb. 1874, p. 760), dass mit der Entfaltung der Knospen die Temperatur im Inneren des Stammes sinkt.

Abgesehen von diesem Transpirationsstrom, wird die Ausgleichung der Temperatur durch Leitung vermittelt, die, in analoger Weise wie der Stofftransport (I, p. 602), durch die Massenbewegung (Mischungsthätigkeit) im Inneren der saftführenden Zellen gefördert wird. Ausserdem kommt die Fortleitung der Wärme in den Zellwandungen in Betracht, die in der lebensthätigen Pflanze (ausgenommen etwa die trockenen Kork- und Borkeschichten) mit Wasser imbibirt sind. Schon die Längsstreckung der Elementarorgane macht es verständlich, dass die Wärme im feuchten (aber auch im trockenen) Holze (ohne die Mitwirkung des Transpirationsstromes) schneller in longitudinaler, als in transversaler Richtung fortgeleitet wird[1]). Desshalb wird im allgemeinen im Winter, während der Transpirationsstrom unterdrückt ist, das Innere des Stammes nicht ganz so tief abgekühlt werden, als die umgebende Luft, weil von den im relativ wärmeren Boden befindlichen Wurzeln aus Wärme zugeleitet wird. Da aber auch das feuchte Holz nur mässig schnell die Wärme leitet, so nimmt dieser erwärmende Einfluss im Stamme mit der Entfernung vom Boden schnell ab und kommt für die dünneren Aeste praktisch nicht in Betracht. Eine Folge dieser mässigen Wärmeleitung ist es auch, dass in einem Versuche Hartig's[2]) die maximale Temperaturerhöhung, welche die Insolation am Tage in den peripheren Schichten eines Eichenstammes hervorrief, im Grunde eines 4 cm tiefen Bohrloches erst gegen 6 Uhr Abends, im Grunde eines 20 cm tiefen Bohrloches erst gegen Mitternacht eintrat.

Obgleich die Temperaturverhältnisse des Pflanzenkörpers von entscheidender Bedeutung für die Lebensthätigkeit und die Existenz der Pflanzen sind (II, § 22, 65—68), so kann es doch nicht unsere Aufgabe sein, im Einzelnen die Factoren und Combinationen zu beleuchten, durch die es bewirkt wird, dass die Temperatur des Pflanzenkörpers oder einzelner Theile desselben bis zu einem gewissen Grad von der Temperatur der unmittelbaren Umgebung abweicht. Es ist übrigens bekannt und schon betont, dass besonders die in Wasser, aber auch die in Luft befindlichen, dünneren Pflanzentheile ziemlich schnell den Gleichgewichtszustand, d. h. diejenige Temperatur annehmen, welche den obwaltenden Bedingungen entspricht. In den von Luft umgebenen, dünneren Pflanzentheilen werden desshalb die Temperaturextreme ansehnlicher ausfallen, als in einem dicken Stamm, in dessen Innerem die täglichen Maxima und Minima der Aussentemperatur nicht erreicht werden. Indess ist der Stamm in der Regel ansehnlicheren täglichen und jährlichen Temperaturschwankungen unterworfen, als das Wurzelsystem, das sich in dem zumeist etwas gleichmässiger temperirten

---

1) Es sei hier nur kurz erwähnt, dass Untersuchungen über die Wärmeleitungsfähigkeit des Holzes unter anderm angestellt wurden von de Candolle, Annal. d. Physik u. Chemie 1828, Bd. 14, p. 590; Knoblauch (ebenda 1858, Bd. 105, p. 623); Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 1878, p. 292; Sowinsky, Bot. Jahresb. 1875, p. 773. Sowinsky, der auch mit feuchtem Holz operirte, fand das Verhältniss zwischen der Wärmeleitung in transversaler und longitudinaler Richtung zwischen 1 : 1,45 (Quercus robur) und 1 : 1,48 (Carpinus betulus). Nach diesem Forscher kommt gewissen Holzarten die schnellste Leitfähigkeit im trockenen, anderen aber im feuchten Zustand zu.

2) Th. Hartig, Bot. Jahresb. 1878, p. 508. Siehe auch Göppert, Die Wärmeentwickelung i. d. Pflanzen 1830, p. 160. Weitere Beispiele bei Müller-Thurgau, l. c. Ihne, l. c. etc.

Boden befindet[1]). Hat nun auch die höhere Temperatur der Wurzel zur Folge, dass von dieser aus dem Stamme im Winter Wärme zugeleitet wird, so kann sich derselbe doch tief abkühlen. So fiel in Versuchen Hartig's die Temperatur im Inneren des Stammes auf — 13 C. in einem Winter, in dem die Lufttemperatur häufig auf — 15 bis — 22 C. sank. Die Gründe, welche bewirken, dass, wenigstens bei einem beschatteten Stamme, das Innere die Temperaturextreme der Luft nicht erreicht, sind vorhin angedeutet worden.

Abschnitt II.

Die Production von Licht.

§ 160.

Wie eine grössere Zahl von Thieren[2]), besitzen auch gewisse Pflanzen die Fähigkeit, Lichtstrahlen auszusenden, die durch die Eigenthätigkeit erzeugt werden. Ein solches Selbstleuchten ist freilich bis dahin nur für bestimmte Pilze und Bacterien, sowie für Ceratium tripos[3]), also auch für einen chlorophyllhaltigen Organismus, sichergestellt. Unter den Pilzen sind es besonders Hymenomyceten und Ascomyceten, bei denen entweder der Fruchtkörper oder das Mycelium leuchtet, auf dessen Thätigkeit auch das Leuchten des Holzes beruht. Dagegen wird das Leuchten des Fleisches durch verschiedene Bacterienarten hervorgerufen.

Bei allen diesen Organismen erinnert die Lichterscheinung am meisten an das Leuchten des Phosphors. Auch kann man in einem dunkeln Raume das Leuchten des Holzes und der Bacterienmassen etwa ebensoweit wahrnehmen, wie das Leuchten eines Stückchens Phosphor, das nicht ganz mit Wasser bedeckt ist. Gardner gibt sogar an, dass er in Brasilien bei dem Lichte, das einige Exemplare von Agaricus Gardneri[4]) aussandten, zu lesen vermochte. Ferner genügt das Licht der Bacterien, um heliotropische Krümmungen[5])

---

1) Ueber die Temperatur der im Boden befindlichen Knollen etc. siehe M. .A Seignette, Revue générale d. Botan. 1889, Bd. I, p. 573. Vgl. Bd. II, p. 832 Anm.

2) Siehe über diese z. B. R. Dubois, Leçons d. Physiolog. 1898, p. 301; Verworn, Allgem. Physiol. III. Aufl. 1901, p. 263; de Kerville, Die leuchtenden Thiere u. Pflanzen. Deutsch von Marshall 1893.

3) J. Reinke, Wissensch. Meeresuntersuch. d. deutschen Meere 1898, N. F. Bd. III, p. 39.

4) Gardner, Flora 1847, p. 756. — Uebrigens senden auch grosse Massen von activen Leuchtbacterien soviel Licht aus, dass man den Stand der Zeiger einer Taschenuhr ablesen kann.

5) H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1902, Bd. 111, Abth. 1, p. 141. [M. B. Isatschenko, Chlorophyllbildung im Bacterienlicht, Centralbl. f. Bacteriol. 1903, Abth. 2, Bd. 10, p. 498.]

auszulösen und diese Organismen im eigenen Licht zu photographiren [1]).

Bacterien. Nachdem Pflüger[2]) erkannt hatte, dass das Leuchten des Fleisches durch Bacterien verursacht wird, wurden weiterhin verschiedene Species von Leuchtbacterien isolirt und studirt, unter denen z. B. Bact. phosphorescens, Pflügeri, indicum, luminosum[3]) gut leuchtende Arten sind[4]). Thatsächlich finden sich in dem Meerwasser stets gewisse Arten von Leuchtbacterien, und man erhält desshalb leicht eine leuchtende Cultur, wenn man einen frischen Seefisch mit 2—3proc. Kochsalzlösung übergiesst und bei 6—15 C. stehen lässt. Uebrigens sind auch im Binnenlande die Keime von Leuchtbacterien verbreitet, da man zumeist eine leuchtende Cultur erzielt, wenn man ein Stück Rindfleisch, Schweinefleisch etc. so in eine 3proc. Kochsalzlösung legt, dass es theilweise aus dieser hervorsteht[5]). Die isolirten Arten gedeihen im allgemeinen auch gut in einer Fischabkochung, die mit 1 Proc. Pepton, 2 Proc. Chlornatrium und 1 Proc. Chlormagnesium, nöthigenfalls noch mit 1—2 Proc. Dextrose versetzt ist. Durch Hinzugabe von Gelatine oder Agar lässt sich aus dieser Flüssigkeit ein fester Nährboden herstellen (Beyerinck l. c. 1891, p. 38; Mckenney, l. c. p. 215).

Ob die farblose Oscillaria, die Meyen[6]) massenhaft in einer Licht aussendenden Masse im atlantischen Ocean beobachtete, selbst leuchtete, muss dahingestellt bleiben. Ferner ist die Angabe Ehrenberg's[7]), dass gewisse Diatomeen (Chaetoceras und Discoplea) zum Leuchten befähigt seien, bisher nicht bestätigt. Uebrigens ist in diesen und anderen Angaben zu beachten, dass das Leuchten auch durch adhärirende und durchsetzende[8]) Leuchtbacterien bewirkt sein kann, die ja auch

---

1) Forster, Centralbl. f. Bacteriol. 1887, Bd. 2, p. 338; B. Fischer, ebenda 1888, Bd. 3, p. 140. — [H. Molisch, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1903, Abth. I. Bd. 112, p. 297.]

2) Pflüger, Archiv f. Physiologie 1875, Bd. 10, p. 275; Bd. 11, p. 223. Vgl. Molisch, Bot. Zeitung, Orig. 1903, p. 1.

3) Nomenclatur nach Migula, System d. Bacterien 1897, Bd. 1, p. 336.

4) Lit.: B. Fischer, Zeitschrift f. Hygiene 1887, Bd. 2, p. 54; Centralbl. f. Bacteriol. 1888, Bd. 3, p. 105, 137; 1888, Bd. 4, p. 89; Beyerinck, Archives Néerlandaises 1889, Bd. 23, p. 104, 367, 416; 1891, Bd. 24, p. 369; Koninklijke Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam, Proceedings of the Meeting 27. Oktob. 1900, p. 359; K. B. Lehmann, Centralbl. f. Bacteriol. 1889, Bd. 5, p. 785; Kutscher, Centralbl. f. Bacteriol. 1890, Bd. 8, p. 124; O. Katz, Centralbl. f. Bacteriol. 1891, Bd. 9, p. 157; C. Eijkmann, Centralbl. f. Bacteriol. 1892, Bd. 12, p. 656; E. Suchsland, Centralbl. f. Bact. II. Abth., 1898, Bd. 4, p. 713; J. Tarchanoff, Compt. rend. 1900, Bd. 131, p. 246; R. Mckenney, Observations on the conditions of light production in Bacteria 1902, Separat. a. Proceedings of the biological Society of Washington Bd. 15, p. 213; A. Barnard and A. Macfadyen, Annals of Botany 1902, Bd. 16, p. 387. Zusammenfassungen z. B. bei Migula, System der Bacterien 1897, Bd. I, p. 336; Flügge, Mikroorganismen III. Aufl. 1896, Bd. 1, p. 166.

5) Molisch, l. c. 1903, p. 17 fand stets Micrococcus phosphoreus (Syn. = Bact. phosphorescens Beyerinck).

6) Meyen, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 202. Vgl. Ludwig, Centralbl. f. Bacteriol. 1887, Bd. 2, p. 402.

7) Ehrenberg, Die das Funkeln u. Aufblitzen des Mittelmeeres bewirkenden kleinen Lebensformen 1874, p. 8 (Separat. a. Festschrift d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin).

8) Dubois (l. c. 1898 p. 451) hat seine frühere Annahme, dass das Leuchten der Bohrmuschel durch ein symbiotisches Bacterium bedingt sei, fallen gelassen.

den Schleim leuchtend machen, den man von einem leuchtenden Fische abwischt.

Hutpilze. Durch Retzius, A. v. Humboldt[1]) u. A. wurde ermittelt, dass das schon im Alterthum bekannte Leuchten des Holzes von den darin lebenden Pilzen ausgeht. In der Folge[2]) wurde dann näher festgestellt, dass Licht von den Sclerotien (Rhizomorpha), sowie von dem feineren Mycelgeflecht verschiedener Hymenomyceten und Ascomyceten ausgesandt wird, unter denen bei uns am häufigsten Agaricus melleus und (im Buchenholz) Xylaria hypoxylon das Leuchten des Holzes hervorrufen. Man kann sich leicht leuchtendes Holz verschaffen, wenn man das von einem dieser Pilze befallene Holz (besonders das Wurzelholz) sammelt und befeuchtet in einem dunkeln Raum hält. Uebrigens zeigt das Mycelgeflecht von Agaricus melleus auch in einer Reincultur (in wässriger Nährlösung)[3]) eine schöne Lichtentwickelung.

Bei Agaricus olearius[4]), der in Südeuropa an alten Oliven etc. vorkommt, phosphoresciren besonders die Lamellen, jedoch theilweise auch die übrigen Theile des Hutes, sowie der Stiel. In wärmeren Ländern scheinen aber verschiedene Hymenomyceten vorzukommen, deren Hut stark leuchtet. Ein solches Verhalten wird u. a. von dem schon erwähnten Agaricus Gardneri[5]) (Brasilien), Agaricus igneus[6]) (Amboina), Agaricus noctilucens[7]) (Manila) berichtet.

Die älteren Angaben über Lichtentwickelung, insbesondere über blitzartiges Leuchten von Blättern, Blüthen und anderen Pflanzentheilen, beruhen wohl zumeist auf Täuschungen[8]). Doch mögen gelegentlich reale Lichterscheinungen beobachtet sein, da u. a. die als Elmsfeuer bekannten, elektrischen Ausstrahlungen auch einmal an Pflanzen zu Stande kommen könnten. Unmöglich ist es auch nicht, dass sich z. B. in einem Milchsaft Stoffe finden, die bei Zutritt der Luft Veranlassung zur Lichtentwickelung geben (vgl. fernerhin p. 859), und dass sich auf diese Weise (oder durch Bacterien) das Leuchten des Milchsaftes bestimmter Arten von Euphorbia erklärt, von dem z. B. Mornay, Martius u. A.[9]) berichten. Das Leuchten des Protonemas von Schistostega[10]), das früher

---

1) Siehe Agardh, Allgem. Biolog. d. Pflanzen 1832, p. 179; de Candolle, Pflanzenphysiolog. 1835, Bd. 2, p. 680 Anm.; P. Heinrich, Phosphorescenz der Körper 1811.

2) Literatur u. Thatsachen bei F. Ludwig, Ueber d. Phosphorescenz d. Pilze u. d. Holzes 1874; Lehrbuch d. niederen Cryptogamen 1892, p. 525. An der zuletztgenannten Stelle ist p. 529 auch hervorgehoben, dass bis dahin ein Leuchten des Holzes durch Leuchtbacterien nicht bekannt ist.

3) Brefeld, Botan. Unters. ü. Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 170.

4) Fabre, Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV. sér., Bd. 4, p. 179; Tulasne, ebenda 1848, III. sér., Bd. 9, p. 541. Vgl. auch Ludwig, l. c. 1874, p. 9. Das Leuchten beginnt schon vor der vollständigen Entwickelung des Hymeniums und erlischt vor dem Zerfall der Gewebe. In dem lebensthätigen Pilze leuchten auch die Schnittflächen.

5) Gardner, cit. bei Ludwig, l. c. 1874, p. 9.

6) Rumph, Herbarium amboinense 1750, Bd. 6, p. 130.

7) Gaudichaud, citirt bei Ludwig, l. c. 1874, p. 9. — Bei Ludwig, l. c. 1874 und 1892, p. 525 ist auch die übrige Lit. zusammengestellt.

8) Literatur bei E. Fries, Flora 1859, p. 178; Meyen, Pflanzenphysiologie 1838, Bd. 2, p. 200; Ludwig, l. c. 1874, p. 5. Angaben aus neuerer Zeit: Crié, Compt. rend. 1881, Bd. 93, p. 853; Ascherson, Naturwiss. Wochenschrift 1901, p. 106. — Senebier (Physiol. végétal. 1800, Bd. 3, p. 315) will am Spadix von Arum maculat. beim Einbringen in Sauerstoff ein phosphorisches Leuchten bemerkt haben.

9) Literatur bei Meyen, l. c. p. 203.

10) Unger, Flora 1834, p. 33; Noll, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888,

zuweilen zu den activen Lichtentwickelungen gestellt wurde, wird nur durch die Strahlenbrechung in den besonders geformten Zellen des Protonemas verursacht.

Zweck. Wenn man allenfalls vermuthen könnte, dass das Leuchten der Fruchtkörper von Hutpilzen etc. nächtliche Besucher anlockt und dadurch die Verbreitung der Sporen begünstigt, so ist doch nicht recht einzusehen, in welcher Weise das Leuchten den Bacterien oder den im Holze lebenden Pilzfäden Nutzen bringen soll. Möglicherweise gewähren aber die Leuchtbacterien anderen Wesen dadurch einen Vortheil, dass sie diesen durch ihre Ansammlung einen todten Fisch oder eine andere Nahrungsquelle markiren, oder dass sie bei einem lebenden Organismus, auf dem oder in dem sie leben, den Mangel von eigenen Leuchtorganen ersetzen.

In dem Leuchten tritt uns eine physiologische Leistung entgegen, die, analog wie andere physiologische Leistungen, durch den Energieumsatz im Betriebsstoffwechsel erzeugt und demgemäss auch im Dunkeln realisirt wird[1]. Es handelt sich also um eine physiologische Chemiluminescenz[2] und nicht um eine Photoluminescenz, d. h. um ein Ausstrahlen von Licht, das durch die vorausgegangene Beleuchtung vorbereitet und ermöglicht wurde. Naturgemäss ist aber die Lichtproduction, in analogem Sinne wie andere physiologische Functionen, von dem jeweiligen Zustand des Organismus, sowie von den Aussenverhältnissen abhängig und mit dem Wechsel der inneren und äusseren Bedingungen veränderlich (vgl. II, § 1, 20 u. s. w.).

Thatsächlich beginnt die Lichtproduction bei den Pilzen erst mit einem gewissen Entwickelungsstadium und erstreckt sich nicht auf alle Organe. Aber auch bei den Leuchtbacterien tritt nach Mckenney (l. c. p. 229) das Leuchten erst ein, nachdem die active Locomotion beendet ist. Ausserdem unterbleibt das Leuchten, ebenso wie Wachsen, Bewegen etc., bei einer unzureichenden Constellation der Aussenbedingungen und erreicht mit einem bestimmten Ausmaass der Temperatur, der Nährstoffe, der Concentration etc. einen optimalen Werth. Das Leuchten nimmt demgemäss, ebenso wie das Wachsthum etc., nach Ueberschreitung des optimalen Temperaturgrades wieder ab, steigt also nicht bis zum Temperaturmaximum, wie es bei der Athmungsthätigkeit und der mit dieser direct verketteten Wärmeproduction (II, p. 841) der Fall ist.

Bd. 3, p. 477. Vgl. auch dieses Buch, Bd. I, p. 345. — Das Aufflammen des Blüthenstands von Dictamnus albus bei Annäherung eines brennenden Körpers wurde bereits von Ingenhousz (Versuche mit Pflanzen, übers. von Scherer, 1786, Bd. 1, p. 191) richtig als eine Explosion der mit den Dämpfen des ätherischen Oels vermischten Luft gedeutet.

1) Die Untersuchungen an Rhizomorpha lassen keinen Einfluss einer mässigen Beleuchtung auf die Lichtentwickelung erkennen. Vgl. die Lit. bei Ludwig, l. c. 1874, p. 26. Aehnliche Resultate wurden z. B. von Pflüger, sowie von Mckenney (l. c. p. 222) mit Bacterien erhalten. — Da stärkere Beleuchtung die Thätigkeit der Bacterien hemmt oder auch tödtlich wirkt, so wird durch dieselbe auch das Leuchten beeinträchtigt oder aufgehoben. Vgl. Bd. II, p. 318, 107. Solches wurde unter anderm beobachtet von J. Tarchanoff, l. c. p. 247; Suchsland, l. c. p. 714.

2) E. Wiedemann, Annal. d. Physik u. Chem. 1889 N. F., Bd. 37, p. 180; 1889 N. F., Bd. 38, p. 485; E. Wiedemann u. G. C. Schmidt, Zeitschr. f. physikal. Chemie 1895, Bd. 18, p. 528; M. Roloff, ebenda 1898, Bd. 26, p. 354; Winkelmann, Handbuch d. Physik 1894, Bd. II, Abth. 1, p. 486.

Die Lichtproduction gehört aber nicht zu den generellen und unerlässlichen vitalen Functionen, kann also, analog wie die Locomotion, die Production von Farbstoffen, Giften, Enzymen etc., ausgeschaltet werden, ohne dass die Existenz und die Erhaltung des Organismus unmöglich gemacht wird[1]. Factisch ist es mehrfach gelungen, Bacterien z. B. bei einer Temperatur oder bei bestimmten Ernährungsbedingungen zur Entwickelung zu bringen, die ein Leuchten nicht aufkommen lassen, das auch (analog wie die Locomotion, II, p. 750, 793) unterbleibt, wenn ein facultativ anaerobes Leuchtbacterium bei Abschluss von Sauerstoff wächst. Ferner bilden sich nach Beyerinck (l. c. 1900, p. 359) unter bestimmten Bedingungen, also auch in der Natur, Rassen aus, denen die Fähigkeit zur Lichtproduction transitorisch, möglicherweise auch dauernd, abhanden gekommen ist (vgl. II, p. 241).

Sind aber die leuchtenden Bacterien oder Pilze actionsfähig, so senden sie bei vollster Constanz der Aussenbedingungen continuirlich Licht aus. Es bedarf also nicht, wie z. B. bei Noctiluca[2], einer mechanischen oder anderen Reizung, um das Aufleuchten zu veranlassen, das bei diesem Organismus, nach Reinke (l. c.) ebenso bei Ceratium tripos, durch eine Uebergangsreizung transitorisch ausgelöst wird. Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass auch bei Pilzen und Bacterien die Lichtentwickelung durch einen plötzlichen Wechsel vorübergehend mehr oder minder verringert oder gesteigert wird[3]. Thatsächlich sind derartige Störungen mehrfach bei plötzlicher Veränderung der Temperatur, der Concentration u. s. w. beobachtet. Wenn dieselben in der Regel nur gering ausfielen, so folgt daraus nur, dass keine weitgehende transitorische Alteration bei diesen Organismen hervorgerufen wurde, deren Lichtproduction sich eben schnell auf das den neuen Bedingungen entsprechende Maass einstellt. Andererseits muss es auf autogenen Aenderungen der Eigenthätigkeit beruhen, dass das Leuchten zuweilen periodisch ab- und zunimmt, dass also die Lichtproduction rhythmisch modificirt wird.

Es entspricht auch nur den allgemeinen physiologischen Eigenschaften und Eigenthümlichkeiten, dass das Leuchten zuweilen auch dann noch eine gewisse Zeit fortdauert, wenn der Organismus in eine Temperatur, in eine Concentration, überhaupt in Bedingungen versetzt wird, in denen er auf die Dauer nicht zu leuchten und vielleicht auch nicht zu leben vermag (vgl. II, p. 79, 289). Ausserdem ist es aber als eine Folge der Accommodation verständlich, dass ein Organismus (oder dessen Nachkommen) mit der Zeit in einer Temperatur, in einem Medium u. s. w., also unter Bedingungen wieder leuchtthätig wird, in denen er zunächst kein Licht zu produciren vermochte (vgl. II, p. 79 u. s. w.).

Auftreten und Schwinden der Lichtproduction sind, da wir für diesen Wechsel, sowie auch für die Veränderung der Lichtintensität, ein sehr feines Unterscheidungsvermögen besitzen, ausgezeichnet geeignet, uns augenblicklich

1) Vgl. z. B. Bd. I, p. 441, 496, 580; Bd. II, p. 78, 750.

2) Bütschli, Protozoen 1883—87, II. Abth., p. 1088; Kruckenberg, Centralbl. f. Physiologie 1887, Bd. 1, p. 689; Massart, Bullet. scientifique d. l. France et d. l. Belgique 1893, Bd. 25, p. 76.

3) Vgl. dieses Buch, Bd. I, § 3; Bd. II, p. 79, 364.

und in leicht verfolgbarer Weise eine Modification in den auf die Lichtproduction hinarbeitenden physiologischen Thätigkeiten anzuzeigen. In diesem Sinne sind denn auch die Leuchtbacterien von Beyerinck nutzbar gemacht worden, um z. B. die Sauerstoffproduction zu markiren (I, p. 293), oder um mit Hilfe der auxanographischen Methode (I, p. 375) die Bedeutung eines Stoffes oder Stoffwechselproductes für die Lichtentwickelung zu verfolgen. Bei der Interpretation derartiger Versuche muss aber den oben angedeuteten Nachwirkungen und anderen physiologischen Eigenthümlichkeiten in vollem Maasse Rechnung getragen werden.

Temperatureinfluss. Alle Untersuchungen stimmen darin überein, dass es ein Temperaturoptimum für das Leuchten giebt. Bei Rhizomorpha [1]) liegt das Optimum bei ca. 25—30° C., das Minimum bei ca. 1—3° C. Die Lage der Cardinalpunkte ist auch bei den Bacterien zumeist nur annährend bestimmt [2]). Die nicht unerheblichen Differenzen in den Befunden verschiedener Forscher erklären sich zum Theil schon dadurch, dass die gleich benannten Bacterien factisch nicht identisch waren, und dass besonders für Minimum und Maximum, je nach den Ernährungs- und anderweitigen Culturbedingungen, verschiedene Werthe gefunden wurden. Sicher ist, dass verschiedene Bacterien noch bei 0—5 C. leuchten, während z. B. Mckenney bei Photobacterium indicum Beyerinck (= Bacillus phosphorescens B. Fischer) das Minimum = 15 C., das Optimum = 22—28 C., das Maximum = 30—35 C., bei Photobacterium (Microspira) luminosum = 10, 15 u. 22 C. bestimmte. In diesen und anderen Versuchen ergab sich, dass das Temperaturmaximum für das Leuchten etwa 5—10 C. tiefer lag, als das Temperaturmaximum für das Wachsen. Wenn in den Experimenten Mckenney's das Temperaturminimum für Leuchten und Wachsen zusammenfielen, so trifft dieses gewiss, wie auch die Erfahrungen einiger anderer Forscher zeigen, nicht allgemein zu.

Von verschiedenen Forschern wurde auch beobachtet, dass das Leuchten noch eine gewisse Zeit anhält, wenn plötzlich unter Null und sogar bis —12 C. abgekühlt wird [3]). Es steht dieses nicht in Widerspruch damit, dass Mckenney bei einer Senkung der Temperatur unter das Minimum ein schnelles Erlöschen des Leuchtens beobachtete und bei der Ueberschreitung des Temperaturmaximums dasselbe Resultat erhielt. Uebrigens beobachtete Mckenney, dass durch fortgesetzte Cultur des Photobacterium indicum bei möglichst hoher Temperatur das Maximum für das Leuchten von 30 C. auf 35 C. erhöht werden konnte. Diesem Forscher traten ferner bei schnellem Wechsel der Temperatur keine auffälligen transitorischen Störungen des Leuchtens entgegen, die aber von einigen anderen Forschern, allerdings bei Bacterien im mässigen Grade, beobachtet wurden. Nach Ludwig (l. c. p. 25) wird aber das

---

1) Ludwig, l. c. p. 35; Brefeld, l. c. p. 4. Leuchten des Holzes bei 0° wurde auch schon von älteren Autoren beobachtet. Siehe Ludwig, l. c. p. 25. — Nach Fabre (l. c. p. 187) beginnt das Leuchten von Agaricus olearius erst oberhalb 3—4 C.

2) B. Fischer, l. c. 1887, p. 78; 1888, p. 89, 139; Lehmann, l. c. 1889, p. 789; Beyerinck, l. c. 1891, p. 8, 66; Eijkmann, l. c. 1892, p. 656; Mckenney, l. c. p. 219.

3) B. Fischer, l. c.; Lehmann, l. c.; Tarchanoff, l. c. p. 247. — Da sehr starke Kälte die Bacterien nicht tödtet (Bd. II, p. 305), so ist auch nicht auffallend, dass in den Versuchen Suchsland's (l. c. p. 80) nach der Abkühlung auf —80° C. das Leuchten in normaler Temperatur wiederkehrte.

Leuchten von Rhizomorphen vorübergehend sistirt, wenn plötzlich von 40 auf 10 C. abgekühlt wird.

Chemische Einflüsse. Bei unzureichender Ernährung muss natürlich das Leuchten sogleich oder mit der Zeit erlöschen. Jedoch lässt sich durch die Zusammensetzung und Concentration der Nahrung, sowie durch besondere chemische Einflüsse (z. B. durch ein gewisses Quantum von Aether, Alkohol)[1]) erreichen, dass die Bacterien zwar gedeihen, aber kein Licht produciren[2]). Bei den bisher näher untersuchten Arten von Leuchtbacterien ist es schon für das Gedeihen nothwendig, dass der Nährboden neben der zureichenden organischen Nahrung eine gewisse Menge von Salzen enthält. Nach Mckenney (l. c. p. 226) kommen sowohl Wachsthum als Leuchten zu Stande, wenn in einer passenden Concentration allein Chlornatrium, Natriumnitrat oder gewisse andere Salze des Natriums, oder auch allein Chlormagnesium geboten wird, während bei alleiniger Darbietung der Salze des Kalium, Rubidium, Lithium, Ammonium, Calcium sowohl das Wachsthum als auch das Leuchten unterbleiben. Da zudem die Vereinigung von Chlornatrium mit etwas Chlormagnesium einen gewissen Vortheil zu gewähren scheint, so erklärt es sich, dass die Leuchtbacterien in Seewasser und in ähnlich zusammengesetzten Salzlösungen gut gedeihen und leuchten. Uebrigens kann der Salzgehalt zwischen 1—4 Proc. liegen, ohne dass Wachsthum und Leuchten wesentlich beeinträchtigt werden.

Die näher untersuchten Bacterienarten bedürfen zum Wachsen und Leuchten Pepton, neben welchem, wie schon früher (Bd. I, p. 368) mitgetheilt wurde, nach Beyerinck dem Photobact. phosphorescens und Pflügeri ein geeignetes Kohlenhydrat geboten sein muss, während Photobact. luminosum und indicum beide Functionen auch mit Pepton allein zu vollbringen vermögen. Jedoch übt die Glycose in grösserer Menge eine hemmende Wirkung aus, die speciell bei Photobact. luminosum soweit geht, dass bei 1 Proc. Glycose das Leuchten, bei 3—5 Proc. auch das Wachsen aufhören[3]).

Ich unterlasse die Mittheilung weiterer Eigenthümlichkeiten und bemerke nur, dass einige Differenzen, die sich in den Versuchen Beyerinck's[4]) und Mckenney's ergaben, darauf hindeuten, dass der Einfluss eines Stoffes durch die jeweiligen Culturbedingungen (Stimmung) modificirt werden kann[5]). Allgemein wird aber bei den benutzten Arten schon durch eine ziemlich schwache Ansäurung, sowie durch eine etwas stärkere alkalische Beschaffenheit des Culturbodens das Leuchten und auch das Wachsthum sistirt[6]).

1) Mckenney, l. c. p. 223; Tarchanoff, l. c. p. 247.

2) Thatsachen, ausser in den in Anm. 1 genannten Arbeiten, in den citirten Publikationen von B. Fischer, Beyerinck, Lehmann, Katz.

3) Ueber den hemmenden Einfluss der Zuckerarten vgl. Bd. II, p. 129.

4) Die Versuche Beyerinck's über den Einfluss bestimmter Stoffe auf das Leuchten wurden z. Th. mit Hilfe der II, p. 856 erwähnten auxonographischen Methode ausgeführt.

5) Da einerseits nach Mckenney (l. c. p. 229) das Leuchten erst nach dem Einstellen der Bewegungsthätigkeit beginnt und andererseits sicherlich auch bei den Leuchtbacterien durch dauernde Erhaltung der primären Zusammensetzung des Nährbodens erzielt werden kann, dass nie ein bewegungsloser Zustand eintritt (vgl. Bd. II, p. 248), so muss es möglich sein, Bacterien so zu cultiviren, dass trotz üppigster Vermehrung kein Leuchten zu Stande kommt.

6) Vgl. Bd. II, p. 129, sowie die Arbeiten von Beyerinck, Mckenney etc. — Die saure und alkalische Reaction, die durch die elektrolytische Zerlegung an den beiden Elektroden geschaffen werden, haben natürlich den entsprechenden Einfluss auf

Ferner ist das Leuchten allgemein von der **Sauerstoffathmung** abhängig und wird desshalb durch die Entziehung des Sauerstoffs sistirt. Es gilt dieses nicht nur für die aeroben Pilze [1]) (Agaricus melleus, olearius etc.) und Bacterien [2]), sondern auch für das facultativ anaerobe Bact. phosphorescens Beyerinck, bei dem also mit der Entziehung des Sauerstoffs die Lichtproduction (d. h. eine Partialfunction, vgl. Bd. I, p. 580), aber nicht die Entwickelungsthätigkeit aufgehoben wird. Diese Erfahrungen schliessen natürlich nicht aus, dass fernerhin ein anaerobes Bacterium gefunden wird, das ohne den Eingriff des freien Sauerstoffs leuchtet, so wie es ja auch möglich ist, dass es gewisse facultativ anaerobe Organismen giebt, deren Cilien auch im sauerstofffreien Medium locomotorisch thätig sind (Vgl. II, p. 793).

Bei solcher Abhängigkeit ist es selbstverständlich, dass das Leuchten durch eine zu weitgehende Verminderung oder Steigerung der Partiärpressung des Sauerstoffs abnimmt und endlich unterdrückt wird (I, p. 547; II, p. 131). Kritische Studien über die Veränderung des Leuchtens mit der Partiärpressung des Sauerstoffs liegen indess nicht vor. Nach Lehmann [3]) haben die auf 6 Atmosphären comprimirte Luft, sowie der reine Sauerstoff (bei gewöhnlichem Luftdruck) keinen merklichen Einfluss auf das Leuchten des Fleisches und des Holzes. Dagegen soll nach Fabre [4]) das Leuchten von Agaricus olearius in reinem Sauerstoff zunehmen. Wenn das Leuchten gewisser Bacterien nach Entziehung des Sauerstoffs nur allmählich erlischt, so ist man desshalb, wie früher (I, p. 582) dargethan wurde, nicht berechtigt, eine Speicherung von freiem Sauerstoff im Organismus anzunehmen.

Mit der nachweislichen Abhängigkeit von der Athmungsthätigkeit sind (ebenso wie in Bezug auf Wachsen und Bewegen) noch nicht die Mittel und Wege präcisirt, durch welche die Lichtproduction erzielt wird. Diese Production ist jedenfalls nicht die einfache und nothwendige Folge einer intensiven Athmungsthätigkeit. Das folgt schon daraus, dass letztere auch bei den leuchtenden Organismen mit der Ueberschreitung der supraoptimalen Temperatur dauernd zunimmt (I, p. 572), während die Lichtproduction abnimmt und endlich sistirt wird. Ferner kommt den leuchtenden Pilzen und Bacterien durchschnittlich keine besonders hervorragende Athmungsintensität

---

das Wachsen und das Leuchten der Bacterien. Vgl. Bd. II, p. 123, sowie Suchsland, l. c. 1898, p. 715.

1) Fabre, Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV. sér., Bd. 4, p. 190; Nees von Esenbeck, Nöggerath u. Bischoff, Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1823, Bd. 11, Th. 2, p. 667, 694. Dass für das Leuchten des Holzes Sauerstoff nöthig ist, constatirten schon Boyle, Dessaignes (Journal d. physique et d. chimie 1809, Bd. 59, p. 29) und Pl. Heinrich, Die Phosphorescenz d. Körper 1811, p. 334.

2) Pflüger, l. c. p. 223; B. Fischer, l. c. 1887, p. 37; Lehmann, l. c. 1889 p. 788; Beyerinck, l. c. 1889; Katz, l. c. 1891, p. 314; Eijkmann, l. c. 1892, p. 657.

3) K. B. Lehmann, Einfluss des comprimirten Sauerstoffs auf d. Lebensprocesse, Zürich 1883, p. 87. Ebenso fand Dessaignes (l. c. p. 29) in reinem Sauerstoff keine Zunahme des Leuchtens d. Holzes, während Nees, Nöggerath und Bischoff (l. c. p. 693) eine Steigerung desselben angeben. Eine solche Steigerung soll nach Heinrich (l. c. p. 332) in der auf 2 Atmosphären comprimirten Luft, aber nicht in reinem Sauerstoff eintreten.

4) Fabre, l. c. p. 191.

zu [1]). Demgemäss strahlen die Leuchtorganismen Licht auch dann aus, wenn die Temperatur ihres Körpers unter der Temperatur der Umgebung liegt, während z. B. der Blüthenstand der Aroideen trotz der hohen Selbsterwärmung kein Licht producirt.

Es bedarf also jedenfalls specifischer Eigenthümlichkeiten und Thätigkeiten, um in den Stoffwechselprocessen die Erregung von Lichtstrahlen zu erzielen. Da es nun gewisse Körper gibt, die bei langsamer Oxydation ohne eine nennenswerthe Temperatursteigerung leuchten [2]), so muss es wahrscheinlich dünken, dass auch die physiologische Lichtproduction durch bestimmte Oxydationsprocesse im Organismus erzeugt wird, gleichviel, ob es sich dabei um einen bestimmten präformirten und isolirbaren Körper oder um eine besondere Lenkung der gewöhnlichen Athmungsthätigkeit handelt.

Thatsächlich sollen sich nach Dubois [3]) aus Pholas dactylus zwei Stoffe isoliren lassen — er nennt sie Luciferin und Luciferase —, die nach dem Zusammenbringen leuchten, und die also wohl das Leuchten des besagten Organismus verursachen dürften. Muss nun das Leuchten nicht in allen Fällen auf dieselbe Weise erzielt werden, so bleibt es doch auch dann, wenn es auf einem separirbaren Stoff beruht, ein physiologischer Process, dessen Realisirung eben von der Production des Leuchtstoffes abhängt. Durch die Lenkung dieser Production, sowie durch die Lenkung und Herstellung der Oxydationsbedingungen ist somit auch die physiologische Regulirung des Leuchtens möglich (vgl. Bd. I, § 93). Denn so gut wie z. B. durch Separation zerfällbare Stoffe in der Zelle intact erhalten bleiben, könnte sehr wohl durch geeignetes Trennen und Zusammenführen die Verwendung und Umsetzung des vorhandenen leuchtfähigen Körpers regulirt, somit auch sistirt oder transitorisch activirt werden. Je nachdem der supponirte Stoff (oder die Stoffe) nur in der Zelle activirt oder auch secernirt werden, wird dann eine intracellulare oder auch eine extracellulare Lichtentwickelung eintreten [4]). In wie weit das Letztere vorkommt, ist

1) Das schliesst nicht aus, dass ein Organ am lebhaftesten in demjenigen Entwickelungsstadium athmet, in dem es leuchtet, wie das Fabre (l. c. p. 193) bei Agaricus olearius fand.

2) Nach Radziszewki (Annal. d. Chemie 1880, Bd. 203, p. 330; Bericht. d. chem. Gesellsch. 1877, p. 321; 1883, p. 597) leuchten z. B. schon bei 10° C. Lophin in alkalischer Lösung und Leberthran, der in Toluol gelöst und mit einigen Tropfen Cholin- oder Neurinlösung versetzt ist. Ferner leuchtet nach Dubois (Compt. rend. 1901, Bd. 132, p. 431) Aesculin in alkoholischem Kali.

3) R. Dubois, Leçons d. Physiologie 1898, p. 524; Compt. rend. 1896, Bd. 123, p. 653. — Dubois hatte früher einmal die Ansicht ausgesprochen, dass die Lichtentwickelung durch die Umwandlung von colloidalen in krystalloide Körper bewirkt werde.

4) Bei Noctiluca wird das Licht im Innern, und zwar hauptsächlich an bestimmten Punkten, entwickelt. Doch wird das Leuchten nach dem Zerquetschen noch kurze Zeit fortgesetzt. Bütschli, Protozoen 1883—87, Abth. 2, p. 1092. — Ob das Leuchten des Holzes nur in den Pilzhyphen oder auch ausserhalb dieser stattfindet, ist noch nicht entschieden. Vgl. Ludwig, Lehrb. d. niederen Cryptogamen 1892, p. 530. — Das Erlöschen des Leuchtens mit dem Tode u. s. w. ist aber nicht, wie z. B. Lehmann (l. c. 1889, p. 789) und Beyerinck (l. c. 1891, p. 52) annehmen, ein Argument gegen die Existenz eines producirten Leuchtstoffs. Die Annahme Beyerinck's (l. c. 1891, p. 61), dass der Uebergang von Pepton in organisirte Sub-

noch nicht genügend sichergestellt. Jedenfalls sind die bezüglichen Angaben mit Vorsicht aufzunehmen, da in manchen Fällen das Leuchten von secernirten Schleimen etc. nachweislich durch die Gegenwart von Leuchtbacterien bedingt war.

Wie aber auch das physiologische Leuchten zu Stande kommen mag, so liegt doch in jedem Falle eine Chemiluminescenz vor (II, p. 854), bei der, ebenso wie bei dem Leuchten von Lophin etc., chemische Energie, ohne wesentliche Temperaturerhöhung des Körpers, in strahlende Lichtenergie umgesetzt wird. Somit ist der Process nicht mit einer erheblichen Wärmeabgabe an die Umgebung verknüpft, und insofern wird in Bezug auf die Lichtproduction viel sparsamer gearbeitet, als dann, wenn ein Körper durch Erhitzen zur Aussendung von leuchtenden Strahlen gebracht wird[1]. Welcher Energieaufwand freilich nothwendig war, um in dem Organismus (oder auch ausserhalb desselben) den ökonomisch arbeitenden, leuchtenden Stoff zu gewinnen, das bleibt bei obigen Erwägungen unbestimmt[2]. Uebrigens ist es einleuchtend — und steht nicht in Widerspruch mit dem zweiten Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie —, dass unter den besagten Bedingungen die strahlende Energie von einem kälteren auf einen wärmeren Körper übergehen kann, indem in diesem die Lichtstrahlen absorbirt werden[3].

Zusammensetzung des Lichts[4]. — In Kürze sei nur bemerkt, dass das ausgesandte Licht bei gewissen Arten weisslich, bei anderen bläulich oder grünlich erscheint, dass aber, wie es scheint, die Färbung mit den Culturbedingungen und Ausseneinflüssen eine gewisse Veränderung erfahren kann. Wie es auch die spectroskopische Prüfung des Lichts ergiebt, werden also die verschieden brechbaren Strahlen nicht immer in demselben Verhältniss producirt. Die Existenz von Strahlen, die, wie die Röntgen- und Becquerelstrahlen, durch undurchsichtige Körper auf die photographische Platte wirken, vermochte Suchsland[5] nicht nachzuweisen.

---

stanz mit Lichtentwickelung verknüpft sei, ist durch keine maassgebenden Erfahrungen gestützt.

1) S. P. Langley u. F. W. Very, Beibl. z. d. Annal. d. Physik u. Chemie 1890, Bd. 14, p. 1096; Dubois, l. c. 1898, p. 376.

2) Vgl. dieses Buch, Bd. II, Kap. XVI.

3) E. Wiedemann, Annal. d. Physik und Chem. 1889, N. F. Bd. 38, p. 485.

4) Ludwig, Zeitschrift f. wissenschaftl. Mikroskopie 1884, Bd. 1, p. 181; l. c. 1892, p. 78, 537; Lehmann, Centralbl. f. Bacteriol. 1889, Bd. 5, p. 787; Dubois, l. c. 1898, p. 540.

5) Suchsland, l. c. 1898, p. 718. [Gleiches berichten M. Barnard u. A. Macfadyen, Annals of Botany 1902, Bd. 16, p. 587, und H. Molisch, Sitzungsber. d. Wiener Akadem. 1903, Bd. 112, Abth. I, p. 305, 310.]

Abschnitt III.
Die Production von elektrischen Spannungen in der Pflanze.

§ 161.

Pflanzen, denen, wie gewissen Fischen, die Fähigkeit zukäme, einen direct wahrnehmbaren elektrischen Schlag zu ertheilen, sind nicht bekannt. Wohl aber lässt sich auch bei den Pflanzen die selbstthätige Schaffung von elektrischen Spannungen nachweisen, die indess, wie bei den meisten animalischen Wesen, so schwach sind, dass sie sich nur mit Hilfe feiner Messungsmethoden erkennen lassen. Diese kommen im allgemeinen darauf hinaus, dass man an zwei Punkten des Versuchsobjectes unpolarisirbare Elektroden anlegt und verfolgt, ob das in den ableitenden Bogen eingeschaltete empfindliche Galvanometer (Elektrometer) einen Strom anzeigt. Trifft dieses zu, so ist damit zunächst nur erwiesen, dass zwischen den beiden in leitende Verbindung gebrachten Punkten eine Potentialdifferenz besteht, aber nichts darüber ausgesagt, wie die Elektricität producirt wird, und wie die Potentialdifferenz im näheren zu Stande kommt.

Aus der Existenz und der Fortdauer des elektrischen Stromes in dem ableitenden Bogen ergiebt sich aber einmal, dass die maassgebenden Potentialdifferenzen durch continuirliche Thätigkeit dauerd unterhalten werden, und ferner, dass sich, analog wie in einem galvanischen Element, im Inneren des Pflanzentheils (von einer zur anderen Elektrode) ein elektrischer Strom bewegt, und zwar in entgegengesetzter Richtung wie in dem ableitenden Bogen. Die Beseitigung des ableitenden Bogens muss aber einen Einfluss auf die elektrische Bewegung im Inneren der Pflanze ausüben, wenn es auch unwahrscheinlich ist, dass die internen Ströme in analoger Weise aufhören, wie in einem galvanischen Element nach Aufhebung der leitenden Verbindung zwischen den beiden Polen. Denn da in der Pflanze offenbar an verschiedenen Punkten Elektricität producirt (frei) wird!, so müssen sich auch ausgleichende Ströme einstellen. Wie diese verlaufen, das hängt aber nicht allein von der Lage der geschaffenen und unterhaltenen Potentialdifferenzen, sondern auch von der Beschaffenheit, Gruppirung, Leitfähigkeit u. s. w. der umgebenden und verbindenden Zellen und Gewebecomplexe, also von einer Reihe von Factoren ab, deren Combination zur Folge haben kann, dass in einem Pflanzentheil dauernd elektrische Ströme in bestimmter Weise und Richtung kreisen. Da uns aber eine nähere Einsicht in die realen Vorgänge fehlt, so können wir uns nur an die Erfahrungen halten, welche durch die Controle des Stromes im ableitenden Bogen gewonnen sind.

In der Schaffung von freier Elektricität und in der Ausbildung von elektrischen Potentialdifferenzen tritt uns, ebenso wie in der Bildung von Wärme und von Temperaturdifferenzen (II, § 156), nur die Resultante aus einer unbekannten Anzahl von Processen entgegen. Es ergiebt sich demgemäss Thermoneutralität bezw. Elektroneutralität, wenn die Gesammtsumme der

positiven und negativen Werthe = Null wird. Unter diesen Umständen beobachten wir also an der Oberfläche eines Organes bei dem Anlegen des Thermometers (der thermoelektrischen Nadel) oder der Elektrode keine calorische bezw. keine elektrische Potentialdifferenz, gleichviel ob die Compensation der positiven und negativen Werthe schon in jeder einzelnen Zelle stattfindet, oder erst in dem Zellcomplex, dessen Gesammteffect bei unseren Messungen zur Beobachtung kommt.

Ist nun auch die Production von Elektricität in der Pflanze nicht näher aufgeklärt, so ergiebt sich doch aus den noch mitzutheilenden Erfahrungen, dass freie Elektricität, ebenso wie die Wärme (II, § 156), hauptsächlich durch die directe oder indirecte Vermittelung des Stoffwechsels geschaffen wird. Natürlich können Elektricität und Wärme auch durch andere Processe erzeugt werden, so z. B. durch die mechanische Wirkung der Wasserbewegung in capillaren Räumen und innerhalb der Membranen, jedoch wird auf solche Weise in der Regel nur eine verhältnissmässig geringe Menge von Elektricität oder Wärme gewonnen (vgl. II, § 162).

Bekanntlich tritt in sehr verschiedenartigen chemischen Processen eine Umwandlung von chemischer in elektrische Energie (und umgekehrt) ein, und factisch ist, soweit Ionen (Elektrolyte) in Betracht kommen, jeder chemische Process mit einem elektrischen Vorgang verknüpft. Auch kann unter verschiedenen Umständen eine derartige Trennung der positiven und negativen Elektricität zu Stande kommen, dass eine Potentialdifferenz durch die Ableitung eines Stromes nachweisbar wird. Das geschieht z. B. allgemein, wenn Oxydationsvorgänge und Reductionsvorgänge (beide im generellen Sinne genommen) zwar in wechselseitiger Beziehung, aber nebeneinander (räumlich getrennt) verlaufen[1]. Jedoch ist in vielen Fällen auch ein Strom ableitbar, wenn bei dem Zusammentreffen von zwei Stoffen (durch Diffusion etc.) eine chemische Reaction eintritt[2]. Nun sind aber in der Pflanze stets Oxydations- und Reductionsvorgänge im Gange. Zudem sind durch die räumliche Trennung (auch der gelösten Stoffe) und die regulatorische Lenkung des Austausches und des Umsatzes (Bd. I, § 77, 93, 108, sowie Kap. IV) in ausgezeichneter Weise Bedingungen geboten, durch welche elektrische Unterschiede (Potentialdifferenzen) sowohl zwischen den Theilen (Cytoplasma, Kern, Vacuolen etc.) der einzelnen Zelle, als auch zwischen den benachbarten und entfernten Zellen und Gewebecomplexen eines Organes erzielbar sein müssen.

Infolge der Semipermeabilität der Plasmahaut ist es aber auch denkbar, dass nur die eine Art von Ionen hindurchwandert, und dass auf diese Weise (wie auch schon durch die ungleiche Wanderungsschnelligkeit der Ionen) ein elektrischer Unterschied geschaffen wird, der, insbesondere wenn die Ionen anderweitig mit Beschlag belegt werden, einen ablenkbaren, continuirlichen Strom zu liefern ver-

---

1) Ich muss mich hier auf Andeutungen beschränken. Näheres findet man z. B. bei Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie III. Aufl., 1899, p. 375—480; Lehrbuch d. allgem. Chemie II. Aufl. 1893, Bd. 2, Th. 1, p. 518 ff.

2) So erhält man z. B. nach Haake, Flora 1892, p. 465 im ableitenden Bogen einen ansehnlichen Ausschlag des Elektrometers in dem Augenblick, wo in einem nassen Streifen Fliesspapier Kupfervitriol und Ferricyankalium zusammentreffen und in Reaction treten. — Anderweitige Versuche z. B. bei Dubois, Centralbl. f. Physiol. 1901, Bd. 14, p. 32.

mag[1]. Somit können diosmotische- und Diffusions-Vorgänge die nähere Ursache eines elektrischen Stromes sein, der überhaupt auf verschiedene Weise durch Concentrationsdifferenzen zu Stande kommen kann[2]. Jedoch führen sich auch derartige Ströme auf die Stoffwechselthätigkeit zurück und sind von dieser abhängig, da in dem Organismus durch die Stoffwechselthätigkeit die Concentrationsunterschiede und die anderen Vorbedingungen geschaffen und unterhalten werden (II, Kap. XVI).

Unter allen Umständen hängt es aber von einer Reihe von Bedingungen ab, ob in einem bestimmten Systeme eine Potentialdifferenz zu Stande kommt, welche (practisch) durch die Ablenkung eines Stromes nachweisbar ist, und ob eine erhebliche Menge von Elektricität geliefert wird. Ich erinnere nur daran, dass eine ansehnliche Menge von Elektricität entsteht, wenn ein Zink- und Platinstab, die in verdünnter Schwefelsäure stehen, leitend verbunden sind, während nach der Entfernung des Verbindungsdrahtes beim Auflösen des Zinks die Gesammtmenge der disponibeln chemischen Energie in Wärme transformirt wird. Andererseits ist es klar, dass an der Oberfläche keine Potentialdifferenz bestehen muss, wenn sich im Inneren (zwischen Cytoplasma, Zellsaft etc.) elektrische Spannungen und Ströme entwickeln. Zudem vermag man mit den in der Physiologie üblichen Methoden an einer winzigen Zelle nicht zu erkennen, ob eine Potentialdifferenz vorhanden ist, die sich aber thatsächlich an der einzelnen, grossen Internodialzelle von Nitella nachweisen lässt (II, § 162).

Da in der Pflanze freie Elektricität gleichzeitig in verschiedenen Processen erzeugt werden kann, da ferner z. B. mit der Veränderung der Aussentemperatur alle physiologischen Thätigkeiten und somit auch diejenigen modificirt werden, durch welche u. a. die Concentrationsdifferenz (d. h. die Bedingungen für eine supponirte Concentrationskette etc.) geschaffen und regulirt werden, so lässt sich die Veränderung der elektrischen Spannung mit der Temperatur nicht ohne weiteres zu Schlüssen in Bezug auf das Zustandekommen der elektromotorischen Kraft im Organismus verwenden. Der Umstand, dass die elektromotorische Kraft der zu dem Typus der Concentrationsketten gehörigen physikalischen Anordnungen mit der Temperatur ansteigt, lässt also unentschieden, ob, wie es Bernstein[3]) will, im Muskel die elektromotorische Kraft in derartigen Vorgängen, also nicht direct durch chemische Processe, gewonnen wird. Factisch ist die Elektricitätsproduction auch seitens der Thierphysiologen noch nicht aufgeklärt. Indess scheint auch bei den Thierphysiologen mehr und mehr die Ansicht an Boden zu gewinnen, dass die elektromotorische Kraft in der Hauptsache in irgend einer Weise durch chemische Processe gewonnen wird[4]. Bei einer gründlichen

---

1) Ausser der in Anm. 1 p. 862 citirten Lit. vgl. z. B. Ostwald, Zeitschr. f. physikal. Chem. 1890, Bd. 6, p. 69; Walden, ebenda 1892, Bd. 10, p. 718; Oker-Blom, Pflüger's Archiv f. Physiol. 1901, Bd. 84, p. 191.

2) Ueber Concentrationsketten siehe z. B. Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie l. c. p. 824; Grundriss l. c. p. 442.

3) J. Bernstein, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1902, Bd. 92, p. 521. An dieser Stelle, sowie z. B. bei Winkelmann, Handbuch d. Physik 1903, p. 420, ist auch das Nöthige über die Wärmetönung in verschiedenartigen Kettenanordnungen zu finden.

4) Bei Biedermann (Elektrophysiologie 1895, p. 300) ist zu ersehen, dass zuerst L. Hermann, dann aber besonders E. Hering (Lotos 1889, N. F. Bd. 9, p. 56) die elektromotorische Kraft in animalischen Organen auf chemische Processe zurückzuführen suchte. Bei den Theorien du Bois-Reymond's, welche die beobachteten elektrischen Aeusserungen aus peripolaren u. s. w. Molecülen zu erklären suchen, ist über die Energiequelle ohnehin nichts ausgesagt.

Ausnutzung der Errungenschaften der physikalischen Chemie dürfte es übrigens derzeit wohl möglich sein, durch eine kritische Untersuchung wenigstens eine gewisse Einsicht zu gewinnen.

Da nach dem Tödten eines Sprosses u. s. w. eine anomogene Vertheilung der Inhaltsstoffe vorhanden ist, bei deren Ausgleichung unter Umständen (mit oder ohne chemischen Umsatz) elektrische Ströme entstehen, so ist es nicht auffallend, dass zuweilen an dem todten Organe ein Strom ableitbar ist, der nach kurzer oder längerer Zeit verschwindet[1]). Mag es sich nun bei der Erzeugung dieses postmortalen Stromes um Vorgänge und Umsetzungen handeln, die auch während des Lebens thätig sind, oder die erst mit der Vernichtung dieses inscenirt werden, so fällt doch mit dem Tode die Gesammtheit der mit der vitalen Thätigkeit verketteten physiologischen Processe und Reactionen aus. Demgemäss tritt mit der Vernichtung des Lebens stets eine weitgehende Verschiebung (oder auch eine sofortige Aufhebung) der bisherigen elektrischen Spannungsverhältnisse ein.

Bedenkt man, dass mit einem jeden chemischen Process Umsetzungen und Umlagerungen von Elektricität und elektrischer Energie verknüpft sind, die aber nur bei anomogener Vertheilung und unter bestimmten Bedingungen einen ablenkbaren elektrischen Strom liefern, so ist klar, dass auch in der Pflanze durch den Stoffumsatz (überhaupt durch die vitale Thätigkeit) nicht unbedingt eine nachweisbare elektrische Potentialdifferenz erzeugt werden muss, und dass diese durch eine autogene oder aitiogene Modification der Thätigkeit nicht unter allen Umständen modificirt wird. Allerdings dürfte sich bei einer Veränderung der Thätigkeit in der Regel eine gewisse Verschiebung der elektrischen Spannung einstellen, indess ist noch nicht näher untersucht, ob sich eine solche in allen Fällen nachweisen lässt.

Soweit nähere Untersuchungen vorliegen, scheint wenigstens eine weitgehende (transitorische oder bleibende) Veränderung der vitalen Thätigkeit mit einer transitorischen oder permanenten Verschiebung der elektrischen Potentialdifferenzen verknüpft zu sein[2]). Ein solcher Erfolg wird z. B. in sehr auffälliger Weise durch die Entziehung des Sauerstoffs, durch die Veränderung der Temperatur, durch Chloroform etc., sowohl bei diffuser Einwirkung, als auch dann hervorgerufen, wenn nur ein Theil des Stengels etc. den veränderten Bedingungen

1) Ein allmähliches Erlöschen des elektrischen Stromes beobachteten z. B. Ranke (Sitzungsb. d. Bayrischen Akad. 1892, p. 181) und Munk (Die elektrischen u. Bewegungserscheinungen im Blatte von Dionaea 1876, p. 43). Dass auch nach den plötzlichen Tödten in heissem Wasser oder Wasserdampf zunächst noch ein Strom ableitbar ist, fanden z. B. Velten (Bot. Zeitung 1876, p. 296) und O. Haake (Flora 1892, p. 467 Anm.). Wenn, wie Haake berichtet, dieser Strom am abgetödteten Stengel von Pisum in dampfgesättigter Luft schnell schwindet, durch Einlegen in Wasser aber von neuem erweckt wird, so muss der Grund wohl in einer Concentrationsdifferenz zu suchen sein, die durch die oberflächliche Auslaugung wieder hergestellt wird. Nach A. D. Waller (Centralbl. f. Physiol. 1901, Bd. 15, p. 480) ist der Tod durch Kälte von einer explosionsartigen elektrischen Action begleitet.

2) Es handelt sich hierbei um analoge Beziehungen, wie bei der Beeinflussung der Wachsthums- und Bewegungsthätigkeit (vgl. Bd. II, § 21, 77 u. s. w.), und es ist desshalb auch klar, dass sich eine bestimmte Grenze zwischen Ruhestrom und Actionsstrom nicht errichten lässt. Vgl. auch Biedermann, l. c. p. 331.

und Einwirkungen ausgesetzt wird. In dem zuletzt genannten Falle, ebenso bei localer Verletzung, machen sich nicht nur weitgehende Verschiebungen und Umkehrungen der elektrischen Potentialdifferenzen bemerklich, sondern diese treten nunmehr in Folge der ungleichen Inanspruchnahme und Thätigkeit auch zwischen solchen Stellen auf, die sich zuvor isoelektrisch (stromfrei) erwiesen hatten (vgl. II, p. 861).

Ein derartiges Verhalten zeigen auch ausgewachsene Organe, bei denen, sofern sie im übrigen unter constanten Bedingungen im dampfgesättigten Raum gehalten werden, durch die Sauerstoffentziehung etc. im wesentlichen nur die Stoffwechselthätigkeit modificirt wird. Bei der Beurtheilung der erheblichen Stromschwankungen, die bei der Reizbewegung des Blattes von Dionaea oder Mimosa u. s. w. bemerklich werden, sind natürlich auch die Krümmungsthätigkeit, sowie die mit dieser verknüpften Vorgänge (Wasserströmung u. s. w.) in Betracht zu ziehen.

Nach dem Gesagten ist es verständlich, dass man zwischen den symmetrischen Punkten eines Blattes, Stengels u. s. w., häufig keine Potentialdifferenz beobachtet, aber doch nur dann, wenn sich das Organ allseitig unter gleichen Bedingungen befindet, und wenn demgemäss die symmetrischen Stellen in gleicher Weise in Anspruch genommen sind. Andererseits können sich aber auch zwei morphologisch und functionell verschiedene Organe isopotential erweisen. Aus der Umkehrung des Stromes im normalen Leben oder unter bestimmten Aussenbedingungen folgt ferner, dass mit dem polaren Bau eines Organes keine fixe elektrische Polarität verknüpft ist. Weiter ist aus der Erfahrung, dass anscheinend von jedem Punkte eines lebendigen Organes[1]), normalerweise oder unter veränderten Verhältnissen, ein elektrischer Strom abgeleitet werden kann, zu ersehen, dass der Organismus befähigt ist, an jeder Stelle eine elektrische Spannung zu schaffen. Auch geht aus dem Mitgetheilten hervor, dass alle Pflanzen nicht nur Wärme, sondern auch Elektricität zu produciren vermögen, während die Befähigung zur Production von Licht nur einzelnen Pflanzen zukommt (II, § 160).

In den vorausgegangenen Erörterungen ist zur Genüge gekennzeichnet, dass und warum sich die elektrische Spannung an der Oberfläche der Pflanze mit den inneren und äusseren Bedingungen verändert. Uebrigens ist die Potentialdifferenz immer nur gering, kann aber doch in günstigen Fällen an intacten und an verletzten Organen 0,1—0,14 Volt[2]), also einen Werth erreichen, wie er am ruhenden Muskel für die Spannung zwischen Längs- und Querschnitt gefunden wird.

Ueber die Mengen von freier Elektricität, die in der Pflanze producirt und durch die (vermuthlich) im Inneren kreisenden Ströme (II, p. 861) befördert werden, lässt sich zur Zeit nichts sagen. Eine bestimmte Schlussfolgerung über

---

1) Ich sehe hier von den Fällen ab, in welchen die Epidermis abgestorben und vielleicht durch einen Korkmantel eine schlecht oder (im trockenen Zustande) kaum leitende Schicht gebildet ist.

2) Thatsachen, auch für intacte Pflanzen, z. B. in den Bd. II, p. 869 citirten Arbeiten von Müller-Hettlingen, Kunkel, Burdon-Sanderson, Haake u. s. w. Vgl. auch Biedermann, Elektrophysiologie 1895, p. 441.

diese Frage und die internen Ströme würde sich auch dann nicht ziehen lassen, wenn wir besser über die sicherlich differente Leitfähigkeit u. s. w. der verschiedenartigen Zell- und Gewebecomplexe aufgeklärt wären. Thatsächlich ist aber nur bekannt, dass auch den pflanzlichen Geweben ein hoher Leitungswiderstand zukommt, der wohl öfters, ebenso wie bei den thierischen Geweben, den Leitungswiderstand des Quecksilbers um das 1—2 millionfache übertrifft[1]. Ohne Frage wird der Widerstand in diesen Leitern zweiter Ordnung mit der Verkettung der Zellen, mit der Natur der imbibirenden Lösung u. s. w., also auch mit gewissen reactionellen Vorgängen (z. B. mit secretorischen Thätigkeiten, Injection von Intercellularen), Veränderungen erfahren. Es ist desshalb nicht auffallend, dass schon die vorübergehende Durchleitung eines kräftigen elektrischen Stromes den Leitungswiderstand transitorisch herabsetzt[2]). Wie schon früher (II, p. 861) angedeutet ist, muss der Leitungswiderstand auch einen gewissen Einfluss auf die Ausbildung der Spannung an der Oberfläche eines Pflanzenorganes haben, da diese im allgemeinen aus Zuleitung und Ableitung resultirt und demgemäss sinken wird, wenn z. B. der Leitungswiderstand in den zuführenden Bahnen steigt.

Abgesehen von den elektrischen Fischen, bei denen die intensiven Entladungen als Schutz- oder Angriffsmittel dienen, wissen wir zur Zeit nicht, ob die Elektricität in den vegetabilischen und animalischen Organismen mit Absicht auf bestimmte Ziele und Zwecke producirt wird, oder, wie die Wärme bei den poikilothermen Wesen (II, p. 831), nur als unvermeidliche Begleiterscheinung des Stoffumsatzes und der übrigen Vorgänge im Organismus zu Tage tritt. Denn die Erfahrungen, dass gewisse Organismen auf stärkere Ströme galvanotropisch reagiren (II, § 154, 118), gestatten nicht ohne weiteres die Schlussfolgerung, dass die schwächeren Eigenströme in der Pflanze und im Protoplasten zur Auslösung von orientirenden oder anderen Reizungen[3]) oder zum Transport von Ionen, also zum Stoffaustausch und zum Stofftransport (I, p. 88), nutzbar gemacht werden. Auch gewähren die anderweitigen Erfahrungen über die Beeinflussung der Thätigkeit durch Elektricität[4]

---

1) Vgl. z. B. Biedermann, l. c. p. 704; A. Kunkel, Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 333; T. I. Wjasemsky, Ueber den Einfluss d. elektrischen Ströme auf d. Leitungswiderstand der Pflanzengewebe 1901; G. Galeotti, Zeitschrift f. Biologie 1902, Bd. 43, p. 289. — Angaben über die Leitfähigkeit des nassen und trockenen Holzes finden sich z. B. bei E. Villari, Annal. d. Physik u. Chemie 1868, Bd. 133, p. 418; D. Mazotto, Bot. Jahresb. 1897, p. 92.

2) T. I. Wjasemsky, l. c. Ob der Erfolg, wie dieser Forscher (l. c. p. 26) annimmt, nur dadurch herbeigeführt wird, dass durch den Strom Wasser von den feuchten Elektroden in das Innere geführt wird, muss dahin gestellt bleiben. Jedenfalls muss die relativ hohe Impermeabilität der Cuticula etc. für Wasser und gelöste Stoffe einen hohen Einfluss auf die Leitfähigkeit (also auf die Wanderung der Ionen) haben, und unter Umständen kann die so erschwerte Leitfähigkeit bewirken, dass von der Epidermis, trotz der elektromotorischen Thätigkeiten in den unterliegenden Geweben, kein Strom ableitbar ist.

3) Natürlich kann jede, also auch die durch den elektrischen Strom erzielte anomogene Vertheilung eines Stoffes die Veranlassung von orientirenden oder anderweitigen Reizungen und Reizübermittelungen werden. Vgl. Bd. II, p. 825, 226 u. s. w.

4) Vgl. Bd. II, p. 122 und die in jüngster Zeit erschienenen Publikationen von

keine Anhaltspunkte, nach denen man mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine bestimmte Bedeutung der schwachen Eigenströme schliessen könnte. Indess ist nicht zu vergessen, dass schon durch schwache Ströme ansehnliche Reizerfolge und bei continuirlichem Wirken auch ansehnliche Leistungen vollbracht werden können (I, p. 88, 519 etc.). Andererseits würde man sich auf Grund der physikalisch-chemischen Erfahrungen geradezu darüber wundern müssen, wenn bei den besonderen Bedingungen und Verhältnissen, unter denen die Stoffwechsel- und Stoffwanderungsprocesse durchgeführt werden, freie Elektricität und elektrische Ströme nicht entständen.

Wie dem auch sei, jedenfalls sind die Stromschwankungen in dem ableitenden Bogen Folgen und Zeichen irgend einer autogenen oder aitiogenen Veränderung im Inneren der Pflanze. Somit können dieselben (ebenso wie die Licht- und Wärmeproduction und andere wahrnehmbare Vorgänge) auch dann als Indicien für die Realisirung einer internen Verschiebung dienen, wenn wir über den Entstehungsmodus der Elektricität und über die näheren Vorgänge, welche die Stromschwankung veranlassen, nicht orientirt sind. Da nun die Stromschwankungen sehr genau verfolgbar sind und sich schnell (also öfters vor der Bewegungsreaction etc.), sowie auch da einstellen, wo eine sichtbare Reaction nicht zu Stande kommt, so werden sie in dem besagten Sinne sicherlich viel ausgedehnter nutzbar gemacht werden können, als es bisher geschah.

Zu einer eingehenden Schilderung des formalen Verlaufs der Stromschwankungen haben wir ebensowenig Veranlassung, wie zu einer eingehenden Beschreibung der Eigenheiten des Verlaufs irgend einer Reizbewegung, da ein causales Verständniss durch die beste Kenntniss des formalen Geschehens nicht gewonnen wird[1]. Wir haben desshalb die Erfahrungen über die formale Gestaltung der Strom- und Spannungsverhältnisse nur soweit zu berücksichtigen, als es zur allgemeinen Charakterisirung der elektrischen Leistungen und zur Kennzeichnung des Zusammenhanges der Elektricitätsproduction mit anderen Vorgängen in der Pflanze geboten ist. Uebrigens gelten die allgemeinen Erörterungen (II, p. 363) über den Verlauf von Bewegungsreactionen im Princip auch für die durch einen Eingriff veranlassten Schwankungen in dem abgeleiteten elektrischen Strome, die natürlich im näheren nicht mit den Oscillationen u. s. w. bei den Bewegungsreactionen etc. übereinstimmen müssen.

Da wir hier die Eigenproduction von Elektricität behandeln, so haben wir (analog wie bei der Wärmeproduction) die Erfolge durch die äussere Einwirkung der Elektricität, die ohnehin schon mitgetheilt wurden (II, § 28, 118, 154), nur soweit zu berücksichtigen, als es zum Verständniss der Selbstproduction der Elektricität und der Bedeutung dieser nothwendig erscheint. Auch ist es für

---

H. Euler, Meddelanden från Stockholms Högskolas Botaniska Institut 1899, Bd. 2, sowie S. Lemström, Elektrokultur, deutsch von Pringsheim 1902.

1) »Leider muss man bekennen, dass, ungeachtet der zahllosen Arbeiten und Entdeckungen auf diesem so viel und gern durchforschten Gebiete, ein sehr auffälliger Widerspruch zwischen der Summe von Kenntnissen und Erscheinungen im Einzelnen und der fast gänzlichen Unkenntniss ihrer Bedeutung für die Function der betreffenden Gewebe hervortritt«, sagt Biedermann (l. c. p. 273) in Bezug auf die elektrophysiologischen Untersuchungen an animalischen Organismen.

uns nicht geboten z. B. die Eigenthümlichkeiten der Stromschwankungen etc. zu discutiren, die sich bei einer elektrischen Reizung, infolge der Polarisation etc., ergeben können.

Methodisches. Der Nachweis und die Messung der elektrischen Ströme und Spannungen in dem ableitenden Bogen geschieht mit den in der Thierphysiologie gebräuchlichen und in zahlreichen Untersuchungen zu einer hohen Vollkommenheit gebrachten Methoden. Unter Verweisung auf die bezügliche thierphysiologische Literatur[1]) bemerke ich nur, dass man am besten unpolarisirbare Pinselelektroden (vgl. Fig. 91 *e* und Fig. 87, p. 823) verwendet, bei welchen der abschliessende Thonpfropfen und der hervortretende Pinsel entweder mit Brunnenwasser oder mit einer 0,05 proc. Chlornatriumlösung angefeuchtet werden. Durch Erneuerung des Thons und durch häufiges Auswaschen des Pinsels hat man dafür zu sorgen, dass sich in diesem keine schädigende Menge von dem in der Glasröhre befindlichen Zinksulfat ansammelt. Um im dampfgesättigten Raum zu

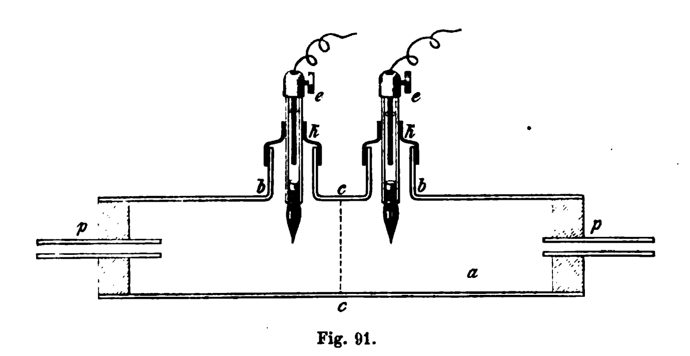


Fig. 91.

arbeiten und zugleich die Wirkung von Gasen u. s. w. prüfen zu können, brachte Haake[2]) die Versuchsobjecte in ein weiteres Glasrohr *a* (Fig. 91), das mit zwei Ansätzen (*b*) versehen war, durch die je eine Elektrode *e* mit Hilfe einer Kautschoukkappe *k* luftdicht und doch beweglich eingeführt wurde. Die durch die Pfropfen *p* geschlossene Glasröhre *a* gestattet die Luft durch Wasserstoff zu verdrängen oder die eingeschlossene Pflanze der Wirkung von Gasen und flüchtigen Körpern auszusetzen. Ist das Glasrohr aus zwei bei *c*—*c* übereinanderschiebbaren Hälften zusammengesetzt, so lässt sich mit Hilfe einer bei *c*—*c* anzubringenden Korkscheibe (die gedichtet wird) mittelst Cacaobutter ein Stengel, Blatt etc. so einführen, dass man z. B. die in die linke Hälfte des Glasrohrs *a* ragende Partie des Versuchsobjectes in Wasserstoff oder in die mit bestimmten Stoffen versehene Luft bringen kann. Will man aber die eine Hälfte eines Stengels etc. erwärmen

1) Siehe z. B. L. Hermann, Physiolog. Practicum 1898, p. 75; Biedermann, Elektrophysiologie 1895. Ferner die auf Pflanzen bezüglichen, Bd. II, p. 869 citirten Arbeiten von Burdon-Sanderson, Kunkel, Haake u. s. w. — Ueber unpolarisirbare Elektroden vgl. auch die Bd. II, p. 823 citirte Literatur. Da schon durch das Aufsetzen eines Wassertropfens, somit auch durch das Anlegen einer feuchten Elektrode, ein transitorischer Ausschlag verursacht wird (vgl. II, § 162), so hat man mit Vorsicht zu verfahren und dafür zu sorgen, dass nicht die eine Elektrode einen stärkeren Effect hervorruft als die andere.

2) Haake, Flora 1892, p. 461.

oder abkühlen, so führt man ihn durch eine bei *c—c* anzubringende Watteschicht.

Zur Controle des Stromes im ableitenden Bogen dient entweder ein empfindliches Spiegelgalvanometer oder wohl am besten das Lippmann'sche Capillarelektrometer, das bei Untersuchungen an Pflanzen z. B. von Kunkel, Haake, theilweise auch von Burdon-Sanderson u. A. angewandt wurde. Bei diesem Instrument wird bekanntlich die Verschiebung des Quecksilberfadens in der in verdünnter Schwefelsäure stehenden Capillare beobachtet, eine Verschiebung, die dadurch zu Stande kommt, dass beim Durchleiten eines elektrischen Stromes eine Veränderung der Capillaritätsconstante eintritt[1]). Bei Verwendung einer engen Capillare und eines genügend vergrössernden Ablesemikroskopes[2]) lassen sich Spannungsänderungen von weniger als 0,0005 Volt verfolgen. Auch können sogar sehr schnelle Stromschwankungen mit Hilfe der photographischen Methode registrirt werden[3]). Die Spannungsintensität wird in der üblichen Weise durch Compensation ermittelt oder auch durch die Bestimmung des Drucks, durch den die Quecksilberkuppe in die Ausgangslage zurückgeführt wird.

§ 162. Fortsetzung.

Die Existenz eines ableitbaren elektrischen Stromes wurde von Becquerel, Wartmann, Buff u. A.[4]) an verletzten Pflanzentheilen entdeckt, und dann von Burdon-Sanderson und Munk am unverletzten Blatte von Dionaea, von Kunkel, Müller-Hettlingen, Haake u. A.[5]) an zahlreichen intacten Pflanzen nachgewiesen. Nach den vorliegenden Erfahrungen scheint es schliesslich keine

1) Siehe z. B. Hermann, l. c p. 93; Ostwald, Hand- u. Hilfsbuch f. physikochemische Messungen 1893, p. 247; L. Hermann und Gildemeister, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1900, Bd. 81, p. 491.

2) Zum Ablesen kann das Bd. II, p. 22 abgebildete Instrument benutzt werden.

3) Siehe O. Langendorff, Physiol. Graphik 1891, p. 90; Garten, Abhdlg. d. Math.-physisch. Klasse d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1901, Bd. 26 u. s. w.

4) Becquerel, Annal. d. chim. et d. physique 1851, III. sér., Bd. 31, p. 40; Wartmann, Bot. Ztg. 1851, p. 308; Buff, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1854, Bd. 89, p. 76; Heidenhain, Studien d. physiol. Instituts zu Breslau 1861, Heft 1, p. 104; Hermann, Pflüger's Archiv f. Physiologie 1871, Bd. 4, p. 155; Ranke, Sitzungsb. d. Bayrisch. Akademie 1872, p. 181; Velten, Bot. Ztg. 1876, p. 273.

5) J. Burdon-Sanderson, Proceedings of the Royal Society 1876—77, Bd. 25, p. 411; Philosophical Transactions 1882, Part 1; 1888, Bd. 179, p. 417; Biologisch. Centralbl. 1882, Bd. 2, p. 481; 1889, Bd. 9, p. 1; H. Munk, Die elektrischen u. Bewegungserscheinungen am Blatte von Dionaea 1876; A. J. Kunkel, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1881, Bd. 25, p. 342; Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 1, 333; J. Müller-Hettlingen, Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1883, Bd. 31, p. 193; O. Haake, Flora 1892, p. 455; B. Klein, Bericht. d. botan. Gesellsch. 1898, p. 335; R. Dubois, Centralbl. f. Physiolog. 1899, Bd. 13, p. 699; A. Waller, Proceedings of the Physiologic. Society 30 Juni 1900 und 9. Nov. 1901; Proceedings of the Royal Soc. 1900, Bd. 67, p. 129; Centralbl. f. Physiolog. 1901, Bd. 15, p. 480; A. Tompa, Beihefte z. Botan. Centralbl. 1902, Bd. 12, p. 99; L. Querton, Institut Solvay, Travaux d. Laboratoire d. Physiolog. 1902, Bd. 5, Fasc. 2, p. 81; Botan. Centralbl. 1903, Bd. 92, p. 145. [A. B. Plowmann, Botan. Centralbl. 1903, Bd. 93, p. 61.] — Die etwas phantastischen Auffassungen von R. Keller (Reibungselektrische Untersuch. an pflanzlichen Geschlechtsorganen 1902) können nicht berücksichtigt werden.

einigermaassen ansehnliche Pflanze zu geben, bei der nicht schon im intacten Zustand zwischen irgend zwei Punkten der Oberfläche eine Potentialdifferenz nachweisbar ist. Eine solche, die Haake (l. c.) auch an dem einzelligen Internodium von Nitella beobachtete, dürfte öfters bei Caulerpa und anderen grossen, einzelligen Algen u. s. w. zu finden sein.

Eine generelle Gesetzmässigkeit für die Vertheilung der Spannungen scheint aber auch bei Constanz der Aussenbedingungen nicht zu bestehen. Denn wenn z. B. in der Regel die symmetrischen Punkte eines Sprosses oder Blattes sich isopotential erweisen[1]), und wenn die Blattrippe sich (nach der Stromrichtung im ableitenden Bogen) in der Regel positiv gegen das Mesophyll verhält, so giebt es doch auch Ausnahmen[2]). Ein übereinstimmendes Verhalten hat sich auch nicht bei dem Vergleich zwischen den noch wachsthumsthätigen und ausgewachsenen Partieen ergeben, deren Spannungsverhältnisse sich zudem mit der Entwickelung ändern können.

Wenn auch bekannt war, dass bei der Auslösung der schnellen Reizbewegung bei Dionaea etc., sowie in Folge von Verletzungen oder Temperaturwechsel, Stromschwankungen und Stromverschiebungen eintreten, so wurde doch erst von Haake (l. c.) gezeigt, dass sich solche stets einstellen, wenn die Stoffwechselthätigkeit durch die Veränderung der Aussenbedingungen genügend modificirt wird (vgl. II, p. 862).

So wird nach Haake[3]) durch die **Entziehung des Sauerstoffs** (bei Constanz aller übrigen Bedingungen) immer eine gewisse und zumeist eine ansehnliche Verschiebung der Spannungsverhältnisse hervorgerufen. Kam das ganze Versuchsobject in Wasserstoff, so nahm in der Regel der Ausschlag am Elektrometer ab und ging zuweilen in die entgegengesetzte Richtung über. Bei localisirter Entziehung des Sauerstoffs (vgl. II, p. 868) pflegte aber eine Vergrösserung des Ausschlags einzutreten, gleichviel ob diejenige Partie, welche in die Wasserstoffatmosphäre kam, bis dahin den positiven oder den negativen Pol vorgestellt hatte. Mögen nun immerhin weitgehende Abweichungen von diesen Regeln[4]) gefunden werden, so geht doch aus diesen Erfahrungen hervor, dass bei der physiologischen Elektricitäsproduction die Sauerstoffathmung, bezw. die mit dieser verketteten Processe, eine hervorragende Rolle spielen, dass aber freie

---

1) Ueber die Isopotentialen u. s. w. am Blatte siehe z. B. Kunkel, l. c.; Haake, l. c. p. 483; Munk, l. c. p. 87.

2) Vgl. z. B. Kunkel, l. c. 1878, p. 2; Haake, l. c. p. 458; Klein, l. c. p. 336.

3) Haake, l. c. p. 467. Ueber die Methodik siehe Bd. II, p. 868. — Ueber einige Versuche mit Sauerstoffentziehung bei animalischen Objecten vgl. Biedermann, l. c. p. 402. — Ueber die intramoleculare Athmung siehe Bd. I, § 99, 102. Dass nicht etwa die durch die Production und den Verbrauch bedingten Gasbewegungen die elektrischen Spannungen erzeugen, ist leicht einzusehen und bei Haake dargelegt.

4) Eine Steigerung des Ausschlags bei allseitiger Sauerstoffentziehung wurde von Haake (l. c. p. 470) bei der Keimpflanze von Vicia faba beobachtet. Ob dieses damit zusammenhängt, dass bei dieser Pflanze (vgl. Bd. I, p. 545) bei der intramolecularen Athmung ebensoviel, von den Cotyledonen sogar mehr Kohlensäure erzeugt wird, als bei der normalen Athmung, muss dahingestellt bleiben.

Elektricität auch durch die intramoleculare Athmung und diejenigen Processe erzeugt wird, welche nach Ausschluss des freien Sauerstoffs vor sich gehen. Mit der Feststellung dieser allgemeinen Causalbeziehungen ist natürlich noch keine nähere Einsicht in die einzelnen maassgebenden Vorgänge gewonnen. Da es sich aber bei der normalen und intramolecularen Athmung etc. um complicirte und veränderliche Processe handelt, so begreift man, dass bei rechtzeitiger Wiederzufuhr des Sauerstoffs zu den noch lebendigen Pflanzen das Elektrometer nicht immer genau in die frühere (normale) Lage zurückkehrt, und dass im sauerstofffreien Raume vielleicht keine fixe Einstellung angenommen wird. In beiden Fällen ist aber der Uebergang in die neue Gleichgewichtslage mit ansehnlichen Oscillationen des Elektrometers verknüpft.

Die Stromänderungen, welche bei einer **Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur** im ableitenden Bogen auch dann eintreten, wenn sich ein ausgewachsenes Organ im dampfgesättigten Raum befindet, dürften in der Hauptsache durch die mindestens quantitative Verschiebung der Athmungs- und Stoffwechselthätigkeit herbeigeführt werden[1]. Speciell dann, wenn nur die eine Hälfte eines Sprosses etc. erwärmt oder abgekühlt wurde (vgl. II, p. 868), stellte sich bei den Versuchen Haake's (l. c. p. 476) als Regel heraus, dass die wärmere Hälfte einen Spannungszuwachs im positiven Sinne erfuhr, dass also der Ausschlag am Elektrometer zunahm oder abnahm, je nachdem durch diesen positiven Zuwachs die zuvor vorhandene Spannungsdifferenz vergrössert oder verringert wurde.

Dass die Spannungsverhältnisse auch durch die mit der **Kohlensäureassimilation** verknüpften Processe modificirt werden, und dass demgemäss bei einem Beleuchtungswechsel in den chlorophyllhaltigen Organen eine erhebliche Stromschwankung eintritt, wurde bereits von Haake (l. c. p. 477) und Klein (l. c.) erkannt. Nach den Beobachtungen Waller's (Proceedings of the Royal Soc. 1900, p. 134) und Querton's (l. c. p. 110) pflegt die Beschattung der einen Hälfte eines Blattes zur Folge zu haben, dass sich von dieser in dem ableitenden Bogen der Strom nach der beleuchteten Hälfte bewegt. Jedoch wurden bei Tropaeolum und Matthiola Abweichungen von dieser Regel gefunden. Die stärkste elektromotorische Beeinflussung wurde denn auch, von den zuletzt genannten Forschern, hinter einer Lösung von Kaliumbichromat, also in derjenigen Spectralhälfte beobachtet, die am meisten bei der Kohlensäurezersetzung leistet (I, § 60).

Die elektrischen Spannungsänderungen, welche in lebensthätigen Pflanzen durch **Chloroform, Aether**[2] und vermuthlich durch verschiedene chemische Agentien hervorgerufen werden, dürften wohl ebenfalls durch irgend eine Beeinflussung der Stoffwechselthätigkeit zu Stande kommen.

---

1) Allerdings sind hierbei auch die Veränderung des Leitungswiderstands und einige andere Factoren in Betracht zu ziehen.

2) Querton, l. c. 1902, p. 119; Haake, l. c. p. 480. — Einige Beobachtungen über den Einfluss chemischer Agentien auf animalische Organismen bei Biedermann, l. c. p. 302, 408.

Ausserdem muss die **Fortbewegung des Wassers** in capillaren Räumen und in den Membranen in der Pflanze ebensogut eine elektromotorische Wirkung ausüben, wie in todten Massen[1]). Jedoch tritt diese Elektricitätsquelle (analog wie bei der Wärmeproduction II, p. 830) bei der Pflanze zumeist derart zurück, dass sie practisch nicht oder doch nur in untergeordneter Weise in Betracht kommt. Denn Haake (l. c. p. 462, 481) beobachtete, gleichviel ob der Strom vom Blatt oder vom Stengel abgeleitet wurde, keinen oder nur einen geringen Ausschlag am Elektrometer, als er in dem Versuchsobject durch Einleiten oder Sistiren der Transpiration eine Wasserbewegung hervorrief, bezw. diese ausschaltete. Ja selbst dann, als dieser Forscher eine angewelkte Pflanze durch Einpressen von Wasser ziemlich schnell in den turgescenten Zustand zurückführte, war in dem vom Stengel abgeleiteten Strom nur eine geringe Schwankung zu bemerken.

Da die normalen Potentialdifferenzen auch bei den in dampfgesättigter Luft befindlichen Pflanzen gefunden werden, so kann ohnehin die Annahme Kunkel's (l. c. 1878, 1881) nicht richtig sein, nach der in der Pflanze die gesammte freie Elektricität durch die mechanische Energie der Wasserbewegung gewonnen wird. Diese Auffassung wird auch keineswegs durch die Argumente Kunkel's gestützt, unter denen dieser Autor besonderen Werth auf die (auch von Haake l. c. p. 457 bestätigte) Thatsache legt, dass der an einem Blatte von der Rippe zum Mesophyll abgeleitete Strom transitorisch umgekehrt wird, wenn man auf das Mesophyll einen Wassertropfen setzt. Denn da diese Reaction ebenso bei einem mit Wasser gesättigten Blatt eintritt, so muss man vielmehr schliessen, dass die Ursache nicht, wie Kunkel will, in der durch die Wasseraufnahme bedingten Wasserbewegung zu suchen ist[2]). Ferner ist es noch unentschieden, ob die Stromschwankungen, die bei dem schnellen Beugen eines Sprosses beobachtet werden, wie Kunkel annimmt, durch die Wasserbewegung oder durch andere Vorgänge hervorgerufen werden.

So wird z. B. ein kräftiges Biegen oder Drücken, falls es etwa interne Zerreissungen erzeugt, wie eine jede Verwundung wirken (II, p. 873). Zudem ist es nicht unmöglich, dass durch mechanische Eingriffe irgend welche Reactionen (Stoffwechselprocesse etc.) ausgelöst werden, ohne dass eine wahrnehmbare Bewegungsreaction ausgeführt wird. Stellt sich aber eine solche ein[3]), so

---

1) Ueber Strömungsströme, elektrische Endosmose etc. vgl. z. B. Winkelmann, Handbuch d. Physik 1893, Bd. III, 1, p. 498, 504. [Ueber elektrische Endosmose vgl. auch G. Bredig, Zeitschr. f. Elektrochemie 1903, Bd. 9, p. 738.]

2) Die Frage, in wie weit Concentrationsänderungen oder Modificationen des Leitungsvermögens oder andere Factoren eine Rolle spielen, ist noch nicht erledigt. — Da die elektrischen Potentialdifferenzen sich auch bei Pflanzen finden, in denen keine Plasmaströmung thätig ist, und da dieselben durch das Sistiren der Plasmaströmung nicht wesentlich modificirt werden, so kann diese bei der Production von Elektricität nicht entscheidend betheiligt sein. Vgl. Velten, l. c. p. 295; Haake, l. c. p. 480; G. Hörmann, Studien ü. d. Protoplasmaströmung bei den Characeen 1898, p. 72.

3) A. Tompa (l. c. p. 116) sucht zwar die Angabe von Waller (Proceedings of the Physiological Society 9. Nov. 1901; Centralbl. f. Physiolog. 1901, Bd. 15, p. 480) zu widerlegen, dass locale Stösse etc. eine Stromschwankung verursachen, jedoch dürfte die Frage durch die angestellten Experimente noch nicht entschieden sein. Vgl. auch T. Bose, Journ. of Linn. Soc. Botany 1902, Bd. 35, p. 275.

sind, wenigstens am Blatte von Dionaea und vermuthlich auch bei analog reagirenden Objecten, die elektrischen Stromschwankungen schon vor dem Beginn der Krümmungsbewegungen zu erkennen. Demgemäss sind diese Stromschwankungen nicht von der Wasserbewegung abhängig, die erst mit der Krümmungsreaction realisirt wird, und die dann vielleicht in erheblichem Grade als elektromotorische Kraft wirksam wird.

Dionaea muscipula. In dem Blatte dieser Pflanze (vgl. Fig. 57, Bd. I, p. 364), in dem während des Ruhezustandes ähnliche elektrische Spannungsverhältnisse bestehen, wie in den Blättern anderer Pflanzen (II, p. 870), treten bei einer mechanischen Reizung, wie Burdon-Sanderson (l. c.) und Munk (l. c.) zeigten, sehr ansehnliche Stromschwankungen ein. Aus den mit den feinsten technischen Hilfsmitteln ausgeführten Untersuchungen von Burdon-Sanderson[1]) geht hervor, dass nach einem momentanen, schwachen Inductionsschlag die Schwankung des elektrischen Stromes im ableitenden Bogen schon nach 0,04 Sec. bemerklich wird, während die Bewegungsreaction (II, p. 456) erst nach einer Latenzzeit von 1 Sec. einsetzt und sich dann (d. h. die Schliessungsbewegung) im Verlaufe von ca. 5—6 Sec. abwickelt (Temperatur 20 C.). Jedoch kann durch einen genügend schwachen Inductionsschlag auch erzielt werden, dass wohl die elektrische Schwankung, aber nicht die Bewegungsreaction eintritt. Durch diese elektrische Reaction wird also angezeigt, dass sich in dem Blatte von Dionaea (vermuthlich auch im Blatte von Mimosa etc.) als nächste Folgen der Reizung irgendwelche Reactionen (möglicherweise chemische Processe) einstellen, durch deren Verlauf dann erst die mechanische Action ausgelöst wird. Dass sich aber diese primären Auslösungen schnell ausbreiten, ergiebt sich wiederum aus der Fortpflanzungsschnelligkeit der Stromschwankungen. Denn diese machen sich bei einer localen Reizung des Blattes an einem 10 mm entfernten Punkte nur 0,05 Sec. später bemerklich, werden also mit einer Schnelligkeit von ca. 200 mm in 1 Sec. fortgeleitet (vgl. II, p. 231). Näher gehen wir hier auf den Verlauf der elektrischen Schwankungen nicht ein, die übrigens viel Aehnlichkeit mit denjenigen haben, die bei einer Reizung animalischer Objecte beobachtet werden (vgl. Biedermann, l. c. p. 466).

Sehr ansehnliche elektrische Stromschwankungen treten nach Kunkel[2]) auch bei der Reizung des Blattes von Mimosa pudica ein, bei dem während der Ruhezeit eine ansehnliche Potentialdifferenz zwischen der Oberseite des primären Gelenks und dem sich positiv verhaltenden Dorn besteht.

Durch eine **Verwundung** wird stets eine gewisse reactionelle Thätigkeit erweckt, die, wie früher (II, § 155) erwähnt worden ist, u. a. durch die Steigerung der Athmungsthätigkeit (I, p. 576) und der Wärmeproduction (II, p. 841), sowie durch verschiedenartige Vorgänge bemerklich wird, die auf die Wundheilung und die Ausgleichung der internen Störung abzielen. Es kann also nicht überraschen, dass die partielle oder totale Durchschneidung sowie eine locale Quetschung eine erhebliche Stromänderung im ableitenden Bogen veranlassen. Nach den bereits (II, p. 869) citirten Untersuchungen von Hermann, Ranke, Velten und Kunkel scheint in der Regel die verwundete Stelle negativ (bezw. negativer)

---

1) Eine ausführliche Zusammenfassung bei Biedermann, l. c. p. 455.
2) Kunkel, l. c. 1878, p. 11; R. Dubois, Centralbl. f. Physiol. 1899, Bd. 13, p. 699.

gegen die intacte Partie zu werden. Demgemäss lässt sich nunmehr ein Strom auch an einem Stengelstück ableiten, bei dem dieses vor der Verwundung nicht möglich war[1]). Da somit in den durchschnittenen Organen verhältnissmässig ansehnliche Potentialdifferenzen bestehen, so ist es begreiflich, dass die Läsionsströme zuerst entdeckt wurden[2]).

Beim Durchschneiden eines stromlosen Stengels wird nach den Untersuchungen von Hermann, Ranke, Velten, Kunkel (in Bezug auf den Strom im ableitenden Bogen) die Wundfläche (Querschnittfläche) negativ gegen die intacte Mantelfläche (Aussenfläche, Seitenfläche). An dieser verhält sich aber eine jede dem Querschnitt nähere Stelle negativ gegen eine entferntere Stelle. Jedoch erstreckt sich der Wundreiz nur auf eine gewisse Entfernung, so dass nach Kunkel (l. c. 1878, p. 6) an einem zuvor isoelektrischen Stengelstück zumeist keine Potentialdifferenz zu bemerken ist, wenn beide Punkte, an welche die Elektroden angelegt werden, mehr als 5—6 cm von der Schnittfläche entfernt sind. Da sich nun bei einem herausgeschnittenen Stengelstück dasselbe Spannungsverhältniss von den beiden Querschnittsflächen aus herstellt, so wird annähernd in der Mitte zwischen diesen, in der Aequatorialzone, gegenüber einer jeden der beiden Querschnittsflächen die höchste und zugleich dieselbe Potentialdifferenz bestehen. Setzt man aber die Elektroden rechts und links und in gleiche Entfernung von der Aequatorialzone, also an den isopotentialen Zonen an, so wird man keinen abgeleiteten Strom beobachten. An einem solchen Stengelstück bestehen also ähnliche Spannungsvertheilungen, wie sie für Muskelcylinder bekannt und in sehr eingehender Weise untersucht sind[3]).

Diese Uebereinstimmung findet sich aber nur, so lange die Mantelfläche des Stengels nicht verletzt ist. Denn wenn auch nur die Epidermis abgezogen wird, tritt nach Ranke[4]) und Velten (l. c.) sofort die umgekehrte Stromrichtung ein, so dass nunmehr der Strom im ableitenden Bogen vom Querschnitt zum Längsschnitt fliesst. Eine solche Umkehrung des Stromes kann sich nach Hermann (l. c.) mit der Zeit auch an Stengelstücken einstellen, deren Mantelfläche unverletzt blieb, und die zunächst dieselbe Spannungsvertheilung wie ein Muskelcylinder zeigten.

Ausnahmen von diesen Regeln sind übrigens bekannt und werden sicher noch vielfach gefunden werden. So beobachtete u. a. Ranke (l. c. p. 197), dass an dem Blatt- und Blüthenstiel von Nymphaea alba der Strom, vor und nach dem Wegschneiden der Epidermis, von dem Querschnitt zum Längsschnitt (nach der Mantelfläche) ging, während nach Velten (l. c. p. 291) an dem Stengel von Nasturtium officinale der von der Mantelfläche nach dem Querschnitt gerichtete Strom auch nach dem Wegschneiden der Epidermis fortbesteht.

Bei der Verwundung stellen sich die besagten Potentialdifferenzen sofort ein,

---

1) Vgl. Bd. II, p. 861, 869. — Nach Tompa (Beiheft z. botan. Centralblatt 1902, Bd. 12, p. 117) ist der Läsionsstrom auch an verletzten, lufttrockenen, Samen nachweisbar.

2) Wenn in einem unverletzten Organe kein Strom ableitbar ist, so können desshalb doch im Innern Ströme kreisen (vgl. auch II, p. 861), die aber z. B. im ruhenden Muskel nicht vorhanden sind. Vgl. Biedermann, l. c. p. 288.

3) Vgl. Biedermann, l. c. p. 275. Auch am Querschnitt des Stengels findet sich eine analoge Vertheilung der Potentialdifferenzen.

4) Ranke (l. c.) nennt den von der intakten Mantelfläche abgeleiteten Strom den falschen, den von der verletzten Mantelfläche abgeleiteten Strom den wahren Pflanzenstrom.

und man bemerkt desshalb augenblicklich einen Ausschlag am Elektrometer, wenn man, wie es Kunkel (l. c. p. 6) that, die Elektroden anlegt und dann in der Nähe der einen den Stengel etc. durchschneidet. Bis dahin ist aber noch nicht entschieden, ob diese momentanen Stromschwankungen nur durch eine rein physikalisch-chemische oder, analog wie bei der Reizung des Blattes von Dionaea (II, p. 873), durch eine physiologische Reaction herbeigeführt werden, die in diesem Falle nicht mit der Auslösung einer Krümmungsbewegung verknüpft wäre. So lässt sich auch nicht sagen, ob diese primären Stromveränderungen schon ein Indicium für die physiologische Reaction sind, durch deren fernere Entwickelung die Athmung und die Wärmeproduction, und zwar am stärksten in der Nähe der Wunde, gesteigert werden (I, p. 577; II, p. 841).

Auch lassen die vorliegenden Untersuchungen unentschieden, ob und in wie weit sich die Spannungsverhältnisse mit dem allmählichen Verlauf und in Abhängigkeit von den genannten Reactionen verschieben. Beachtenswerth ist, dass die Stromverschiebungen auch dann in der angedeuteten Weise eintreten, wenn die Elektrode gar nicht mit der Schnittfläche in Berührung kommt, und wenn diese sogleich mit Wasser abgespült wird. Da aber nach Kunkel (l. c. 1878, p. 7) locales Beugen etc. ebenfalls ein Negativwerden der in Anspruch genommenen Stelle verursacht, so ist auch die Frage aufzuwerfen, ob diese Stromverschiebung und der Läsionsstrom auf dieselbe Weise zu Stande kommen, ob also ein Verletzen und Abtödten von Zellen keine integrirenden Bedingungen sind. Mit diesen Hinweisen sollten nur einige Gesichtspunkte angedeutet werden, durch deren weiteren Verfolg es wohl gelingen dürfte, die Causalität der Läsionsströme etwas näher aufzuklären. Natürlich ist bei diesen Bestrebungen zu beachten, dass mit der Beseitigung der Oberhaut auch die bisherigen Leitungswiderstände modificirt werden.

Kapitel XVI.

Ausblick auf die in der Pflanze angewandten energetischen Mittel.

§ 163. Uebersicht.

Wie früher (I, § 1) erörtert wurde, ist die vitale Thätigkeit von der Realisirung der Stoffwechselthätigkeit abhängig, durch welche nicht nur die nothwendigen Baustoffe gebildet, sondern auch die für den Betrieb unerlässlichen, energetischen Mittel geschaffen werden. Mit der Constatirung dieses Causalzusammenhanges ist aber natürlich noch keine nähere Einsicht in die Mittel und Wege gewonnen, durch welche die chemische Energie im Dienste des Organismus nutzbar gemacht wird, sowie ja auch aus dem Factum, dass die Dampfmaschine durch die Verbrennung von Kohlen betrieben wird, nicht unmittelbar zu

ersehen ist, in welcher Weise durch die activirte chemische Energie die Maschine selbst und alle die verschiedenartigen Mechanismen in Gang gesetzt werden, die in einer Fabrik von der Dampfmaschine abhängen, und die demgemäss zum Stillstand kommen, wenn das Feuer unter dem Dampfkessel erlischt.

Bei einem derartigen durchsichtigen mechanischen Getriebe ist leicht zu übersehen, dass die mechanischen Leistungen, trotz der Abhängigkeit von der chemischen Energie, nicht direct durch diese, sondern durch die Vermittlung des gespannten Dampfes erzielt werden, der durch die Wärme erzeugt wird, welche durch die Transformation der activirten chemischen Energie entsteht. Die actuelle Energie der Dampfmaschine kann aber wiederum durch Aufpumpen von Wasser in ein Bassin in potentielle Energie, oder mit Hilfe einer Dynamomaschine in elektrische Energie, oder vermittelst dieser (durch Elektrolyse) in chemische Energie, also in Energieformen umgesetzt werden, durch die sogleich oder (nach der Aufspeicherung) erst fernerhin einzelne Partialfunctionen in dem verketteten Gesammtgetriebe einer Fabrik vollbracht werden. Ebenso folgt aus der Abhängigkeit des vitalen Getriebes von der Stoffwechselthätigkeit nicht, dass die mechanischen Leistungen des Organismus direct durch chemische Energie erzielt werden. Wie weit solches geschieht, ist keineswegs aufgeklärt, wohl aber steht es fest, dass ansehnliche und wichtige Actionen des Organismus zunächst durch osmotische Energie oder durch Oberflächenenergie ausgeführt werden.

Durch die Existenz und die realisirte Thätigkeit des Organismus (ebenso des Mechanismus) können dann wiederum Energiemittel gewonnen werden, die im Betriebsstoffwechsel oder unabhängig von diesem nutzbar gemacht werden. Eine solche Einführung von Energie liegt immer vor, wenn ein Thier durch seine Eigenthätigkeit die Beute erjagt, oder wenn in dem Chlorophyllapparat der Pflanze die Energie der Sonnenstrahlen zur Bereitung von Zucker, also zum Gewinn von Nahrung und nutzbarer chemischer Energie, verwandt wird. Ausserdem sind z. B. osmotische Leistungen auch durch Stoffe erzielbar, die gar nicht in den generellen Betriebsstoffwechsel gerissen, aber durch die Eigenschaften und Thätigkeiten des Organismus aufgenommen und local angehäuft werden. Die Transpiration ist ferner ein Beispiel dafür, dass unabhängig von dem Stoffwechsel eine Potentialdifferenz entsteht, durch welche die Wasserbewegung in der Pflanze hervorgerufen wird, der ebenfalls eine functionelle Bedeutung in dem Gesammtgetriebe der Pflanze zukommt.

Sachgemäss hat man, wie das auch bei der Besprechung der einzelnen physiologischen Vorgänge geschah, zunächst nach den näheren Factoren zu suchen, durch welche ein Geschehen bedingt und erzielt wird (vgl. I, p. 4). Nunmehr ist es aber geboten, unter Vernachlässigung der besonderen Eigenthümlichkeiten, einen allgemeinen Ausblick auf die energetischen Mittel zu werfen, mit deren Hilfe die mannigfachen Leistungen der Pflanzen ausgeführt werden. Bei einer solchen Betrachtung, bei der naturgemäss die energetische Seite in den Vordergrund tritt, ist aber wohl zu beachten, dass die Form der Leistung ebensowohl im Organismus wie im Mechanismus stets von dem Bau, d. h. von der Anordnung und Verkettung der Theile in dem maschinellen Systeme, abhängt, und dass demgemäss durch dasselbe Energiemittel sehr verschiedenartige Erfolge erzielt werden können. Ein causales Verständniss der Leistungen des Organismus

(und ebenso eines Mechanismus) ist demgemäss, wie wiederholt betont wurde (vgl. z. B. Bd. I, § 1), nur bei gleichzeitiger Berücksichtigung aller maassgebenden Factoren möglich, also weder durch die alleinige Controle der betheiligten Energiemittel und Energietransformationen, noch durch die alleinige Beachtung der stofflichen Veränderungen zu gewinnen. Es ist aber selbstverständlich, dass auch alles physiologische Geschehen mit einer Bethätigung von Energie (mit einem Energieumsatz, einem Energiestrom) verknüpft ist, da es ohne eine Bethätigung von Energie überhaupt kein Geschehen giebt. Demgemäss ist mit jedem Geschehen, also auch mit jedem chemischen Process, stets ein energetisches Problem verknüpft.

Als physiologische Leistungen betrachten wir die Gesammtheit des Geschehens, das durch die Thätigkeit des Organismus innerhalb und ausserhalb desselben vollbracht wird. Wir erblicken also physiologische Leistungen nicht nur in den internen und externen mechanischen Vorgängen (Ortsbewegungen, Wachsen, Stofftransport etc.), sondern auch in der Erzeugung von Wärme, Licht und Elektricität, sowie in der Production von Stoffen, die zum Aufbau oder zu anderen Zwecken dienen.

Abgesehen von den locomotorischen Bewegungen, die den meisten vegetabilischen Organismen abgehen, dürften die Leistungen bei den Pflanzen im allgemeinen ebenso ansehnlich ausfallen, wie bei den Thieren. Denn auch die wachsenden Pflanzen vermögen, wenn sich ihnen ein Widerstand entgegenstellt, eine gewaltige Aussenarbeit zu vollbringen (II, § 35, 128). Die nicht sicher bemessbaren inneren Arbeitsleistungen bei dem Wachsthum des Ganzen und der einzelnen Theile mögen bei Pflanzen und Thieren im Durchschnitt ähnliche Werthe erreichen, sind aber sicherlich, auf die Gewichtseinheit und Zeiteinheit bezogen, bei einem schnell wachsenden Bacterium (II, p. 18) ansehnlicher, als bei einem langsam wachsenden Thiere. In der That fällt bei schnell arbeitenden Bacterien und Pilzen auch die Athmungsthätigkeit und die von dieser abhängige Wärmeproduction verhältnissmässig grösser aus, als bei höheren Thieren (I, p. 526; II, § 156). Die Lichtproduction, die nur bei gewissen animalischen und vegetabilischen Organismen in Frage kommt, sowie die schwache Elektricitätsproduction erfordern wohl immer nur einen verhältnissmässig geringen Energieaufwand. Gegenüber den Thieren haben aber die chlorophyllführenden Pflanzen die Fähigkeit voraus, durch die Nutzbarmachung der Sonnenstrahlen eine ansehnliche Transformation der strahlenden Energie in chemische Energie auszuführen.

Wenn nun auch die physiologische Thätigkeit in erster Linie auf die Bethätigung und den Umsatz der chemischen Energie basirt ist, so kommen doch für den Betrieb von einzelnen Actionen, allerdings in einem verschiedenen Grade, schliesslich alle Energiearten in Betracht, die in der Natur eine Rolle spielen[1]). Es wurde schon darauf hingewiesen, dass in der Pflanze eine wichtige Rolle vielfach der osmotischen Energie zufällt, die wir als eine besondere Erscheinungsform der Volumenergie, d. h. derjenigen Energieart ansehen können, die sich durch Volumen und Druck bethätigt, und welche auch die

---

1) Allerdings ist eine Bethätigung der magnetischen Energie im Organismus noch nicht nachgewiesen. Vgl. Bd. II, p. 122. Dagegen kommt die elektrische Energie jedenfalls in Betracht, wenn auch über deren specielle Bedeutung im Organismus noch nichts näheres bekannt ist. Vgl. Bd. II, § 161, 162.

Diffusion von Massentheilchen herbeiführt [1]). Auch der Flächen- oder Oberflächenenergie wurde schon gedacht, auf der die Oberflächenspannung, die Capillarerscheinungen, die Imbibition und Quellung, sowie (sofern nicht chemische Reactionen vorliegen) die Adsorption beruhen. Denn als Flächenenergie fassen wir alle Energiebethätigungen an der Berührungsfläche von flüssigen oder festen Körpern (bezw. zwischen beiden) zusammen, gleichviel ob sich diese an der freien Oberfläche des Ganzen oder an der Grenzfläche der sichtbaren oder unsichtbaren Theile und Theilchen im Innern eines Körpers abspielen [2]).

Werden aber Leistungen durch Auskrystallisiren oder durch eine andersartige Ausscheidung oder durch die Aenderung des Aggregatzustandes (Gefrieren des Wassers etc.) vollbracht, so kann man diese Erfolge wohl als Bethätigungen der Ausscheidungs- oder Krystallisationsenergie ansehen. Jedoch ist nicht zu verkennen, dass man diese auf Ausscheidungsenergie beruhenden Leistungen, je nach den obwaltenden Verhältnissen und der Art und Weise der Anschauung, wohl auch als Bethätigungen der Volumenergie oder der chemischen Energie oder der Oberflächenenergie auffassen kann [3]).

Die Form der actuellen Energie oder Bewegungsenergie tritt uns in allen Bewegungsvorgängen entgegen. Durch die Arbeitsleistung dieser Bewegungsenergie oder anderer Processe kann dann wiederum potentielle Energie (Distanzenergie) geschaffen werden, die u. a. in allen Haut- und Gewebespannungen gegeben ist und durch deren Activirung z. B. die Reizbewegungen des Blattes von Mimosa, die Schnellbewegungen der aufspringenden Früchte etc. herbeigeführt werden. Ebenso wird durch die selbstthätige Hebung der Masse eines wachsenden Sprosses potentielle Energie geschaffen, die wiederum activirt wird, wenn der abgeschnittene oder der sich selbstthätig abtrennende Spross in Folge der Massenanziehung der Erde zu Boden fällt.

Auch wenn man fernerhin Veranlassung haben sollte, weitere Energiearten (Erscheinungsformen der Energie) zu unterscheiden, so bleibt doch in jedem Falle die Thatsache bestehen, dass alle Energieformen wechselseitig transformirbar sind, dass also, wie es das Princip der Erhaltung der Energie aussagt, die (auf dasselbe Maass bezogene) Energie in allem Wechsel und Wandel weder vermehrt noch vermindert wird. Das gilt ebenso für diejenige Energie, mit welcher der Organismus wirthschaftet. Denn einmal scheidet diese Energie mit dem Tode wieder aus dem lebendigen Verbande, während der Lebensthätigkeit aber wird diejenige Energie im vitalen Getriebe nutzbar gemacht, welche der Organismus aus der leblosen Umgebung bezieht. Da in Folge der besonderen Anordnungen und Verkettungen in maschinellen Systemen mit den üblichen Energiemitteln die verschiedenartigsten Leistungen ausführbar sind, so ist man auch nicht genöthigt anzunehmen, dass die mannigfachen Leistungen des Organismus nur mit besonderen Energiemitteln erzielbar seien [4]). Der Umstand

---

1) Ueber die verschiedenen Energiearten siehe z. B. Ostwald, Grundriss d. allgem. Chemie III. Aufl., 1899, p. 247; Lehrb. d. allgem. Chemie II. Aufl., 1898, Bd. II, Th. 1. p. 11. In Bezug auf Organismen siehe Pfeffer, Studien zur Energetik d. Pflanzen 1892, p. 159.

2) Vgl. Bd. I, p. 63.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. 1892, p. 163, sowie dieses Buch, Bd. II, § 164.

4) Vgl. z. B. Bd. I, § 1; Bd. II, § 39.

aber, dass sich der Organismus vermöge seiner realisirten Thätigkeit selbstthätig fortbaut, und dass den losgelösten Keimen die Befähigung zukommt, dasselbe Spiel zu wiederholen, ermöglicht es, dass die Nachkommen die von Aussen gebotenen Nährstoffe und Energiemittel immer wieder in derselben Weise nutzbar machen. Demgemäss wird die Art auch unverändert fortbestehen, wenn einmal die Baustoffe des Urahnen vollständig durch die aus dem bezogenen Rohmaterial formirten Bausteine ersetzt sind, wenn also in einem Nachkommen keines derselben Atome und keine Spur derselben Energiequantität zu finden ist, welche bei dem Bau und dem Betrieb des Urahnen betheiligt waren.

Alle diese Erörterungen gelten in principieller Hinsicht ebenso für die verschiedenartigen Auslösungen, die zwar nicht die Leistungen vollbringen, ohne deren Nutzbarmachung und Mithilfe die Lenkung des regulatorischen Getriebes des Organismus (aber auch eines complicirten Mechanismus) unmöglich wäre [1]. Denn wenn jede beliebige Disproportionalität zwischen der auslösenden Wirkung und der ausgelösten Energie bestehen kann, so setzt doch auch die Auslösung immer einen gewissen Energieaufwand voraus, gleichviel ob es sich um die Production eines auslösenden Stoffes (Enzyms etc.) oder um einen andersartigen Auslösungsvorgang handelt [2]. Uebrigens ist an verschiedenen Stellen dargethan, dass mit Hilfe der regulatorischen Lenkung des Getriebes ebensowohl eine langsame und continuirliche, als auch eine plötzliche, transitorische Bethätigung der energetischen Mittel, oder auch eine localisirte Sistirung eines bestimmten Energieumsatzes erzielbar ist.

Eine eingehende Untersuchung über die energetischen Verhältnisse in den Pflanzen veröffentlichte ich in meinen Studien zur Energetik der Pflanzen 1892, auf welchen das hier Gesagte beruht. Uebrigens ist in diesem Buche bei der Besprechung der einzelnen Vorgänge in der Pflanze stets auch den energetischen Beziehungen Rechnung getragen.

§ 164. Die energetischen Factoren.

Nach den allgemeinen Erörterungen (§ 163) soll nun in grossen Zügen die Bedeutung der hauptsächlich in Betracht kommenden Energiearten erläutert werden, insbesondere mit Rücksicht auf die mechanischen Leistungen, die in und durch den Organismus vollbracht werden.

Wir wenden uns zunächst zur **osmotischen Energie,** also zu einem besonderen Fall der Volumenergie (II, p. 877), die sich immer bethätigt, wenn auf irgend eine Weise eine anomogene Vertheilung eines gelösten Stoffes geschaffen ist. Denn damit ist eine Potentialdifferenz gegeben, die analog wie bei der anomogenen Vertheilung eines Gases, die Diffusion und, sofern der gelöste Stoff (bezw. das Gas) die Wandung des umschliessenden Gefässes nicht passiren

---

1) Auf die Auslösungsprocesse gehen wir hier nicht ein, da wir nur die energetischen Mittel im Auge haben, durch welche die Leistungen vollbracht werden.

2) Ueber Auslösungsvorgänge u. s. w. siehe z. B. Bd. I, § 3.

kann, einen (osmotischen) Druck gegen die Wandung verursacht, der, ebenso wie bei Gasen, durch die Zahl der Molecüle in der Volumeinheit bestimmt wird [1]).

Eine Diffusionsbewegung muss natürlich aus rein physikalischen Gründen (also ohne jede weitere Bethätigung des Organismus) stets eintreten, wenn irgendwie und irgendwo (durch locale Production oder Consumirung eines Stoffs u. s. w.) eine Concentrationsdifferenz erzeugt wird. Dagegen ist die osmotische Druckspannung ein Mittel, dessen sich der Organismus zwar vielfach, aber doch nicht allgemein bedient, um bestimmte Leistungen zu vollbringen. Denn, wenn z. B. in einem Gymnoplasten ein erheblicher osmotischer Druck entstände, würde eine Zersprengung unvermeidlich sein (I, p. 119), während in den hautumkleideten Zellen in der Regel ein erheblicher und oft ein sehr hoher osmotischer Druck nothwendig ist, um die Zelle in den normalen, actionsfähigen Zustand zu versetzen (I, § 24; II, § 33). In diesem ist folglich die Zellhaut durch die Arbeitsleistung der osmotischen Energie gedehnt und gespannt, und demgemäss tritt Verkürzung, also Activirung der potentiellen Energie ein, wenn der Turgor durch Tödtung der Zelle, durch Plasmolyse oder durch physiologische Processe ganz oder theilweise aufgehoben wird [2]). Durch eine plötzliche physiologische Turgorsenkung werden unter anderm die auffälligen Reizbewegungen der Staubfäden der Cynareen, der Blätter von Mimosa u. s. w. verursacht, die sich wiederholen können, weil nach jeder Reaction die frühere Turgorspannung selbstregulatorisch wiederhergestellt wird (II, p. 374, 446). Auch die Pulsation der Vacuolen wird, wenigstens zum Theil, durch die physiologische Variation der Turgorspannung erzielt (II, § 139).

Um aber in einer wachsenden Zelle die Turgorspannung, trotz der Volumzunahme des Zellsaftes, auf gleicher Höhe zu erhalten, ist eine entsprechende regulatorische Production von osmotisch wirksamen Substanzen unerlässlich (I, p. 121, 518; II, p. 32). Uebrigens wird bei dem sog. plastischen Wachsen der Zellhaut die nöthige Arbeitsleistung durch die Turgorenergie vollbracht (II, p. 30). Stösst aber der wachsende Pflanzentheil gegen einen Widerstand, so wird der ansehnliche Aussendruck und die erhebliche Arbeit bei dem Fortschieben des Widerstands dadurch erzielt, dass die Zellwand in regulatorischer Weise entspannt und auf diese Weise die osmotische Energie gegen die Widerlage gelenkt wird (II, § 35, 128).

Durch eine derartige Wirkung der activen gegen die passiven Gewebe werden auch in einem Gewebeverband Spannungen erzielt (II, p. 38, 67), die bei plötzlicher Activirung zu Schnellbewegungen führen können, wie sie unter anderm bei dem Aufspringen der Früchte von Impatiens, Momordica etc. beobachtet werden (II, § 106). Während auch in diesen Fällen die potentielle Energie durch die physiologische Arbeitsleistung des Organismus erzeugt wird, liegt eine rein physikalische Action des gegebenen (physiologischen) Apparats vor, wenn die Verminderung der osmotischen Spannung durch Wasserver-

---

1) Ueber den Turgor und das osmotische System in der Zelle u. s. w. siehe Bd. I, § 24.

2) Ueber die Intensität dieser Spannungen und die Grösse der Dehnung vgl. auch Bd. II, § 17, 18.

dampfung (Welken) oder durch die Einwirkung einer Salzlösung herbeigeführt, bezw. durch Wasserzufuhr wieder rückgängig gemacht wird. Durch eine solche physikalische Action kann natürlich, ebensogut wie durch die physiologische Contraction der Staubfäden der Cynareen, des Blattgelenkes von Mimosa oder eines Muskels, eine entsprechende Leistung vollbracht und durch Wiederholung des Processes eine ansehnliche Aussenarbeit geleistet werden [1]).

Aus den vorstehenden Andeutungen geht zur Genüge hervor, dass die osmotische Energie immer nur als eines der energetischen Mittel in Betracht kommen kann, das in Abhängigkeit vom Gesammtgetriebe und durch die Vermittlung dieses in regulatorischer Weise zur Erzielung bestimmter Leistungen im Dienste des Organismus verwandt wird. Diese Nutzbarmachung setzt ohnehin die Existenz der Zelle (d. h. des osmotischen Apparates) und ausserdem das Vorhandensein und die Ansammlung der osmotisch wirkenden Substanz voraus, die im allgemeinen durch die Stoffwechselthätigkeit formirt und in der Zelle angehäuft wird.

Jedoch steht die osmotische Leistung in keinem bestimmten (constanten) Verhältniss zu dem Aufwand an Energie bei der Bildung und Anhäufung des wirkenden Stoffes [2]). Denn die osmotische Leistung ist ganz und gar durch die gegebenen, physikalischen Bedingungen bestimmt, erreicht also bei gleicher Zahl der Molecüle denselben Werth, gleichviel ob der wirkende gelöste Körper mit einem grossen oder geringen Energieaufwand erzeugt wurde, ob also z. B. die chemischen Processe, die zu seiner Bildung führten, unter positiver oder negativer Wärmetönung verliefen. Auch kommt derselbe osmotische Druck zu Stande, wenn der wirkende Stoff gar nicht in dem Stoffwechsel gebildet, sondern direct von Aussen bezogen und in irgend einer Weise, mit oder ohne eine active Thätigkeit des Organismus, in die Zelle geschafft wurde [3]). Ebenso ist es einerlei, ob der wirkende Stoff direct im Athmungsprocess oder in einem anderen Process entstand. So werden z. B. bei der hydrolytischen Spaltung der unlöslichen Stärke durch ein Enzym lösliche, also osmotisch wirksame Zuckerarten gebildet, und die osmotische Leistung wird verdoppelt, wenn durch die Invertirung des Rohrzuckers die doppelte Anzahl von Zuckermolecülen entsteht [4]). Durch die umgekehrten Processe, überhaupt dann, wenn die Molecülzahl vermindert wird, oder wenn eine unlösliche Verbindung entsteht, wird natürlich die osmotische Wirkung verringert oder aufgehoben.

Ebenso wie eine comprimirte Gasmasse vermag auch die in einer Zelle eingeschlossene, gelöste Substanz nur eine begrenzte Arbeitsleistung zu vollbringen, da mit der Volumzunahme der wachsenden Zelle die Lösung verdünnt wird, und demgemäss der osmotische Druck (in derselben Weise wie bei der Ausdehnung der Gase) abnimmt [5]). Die Erhaltung des osmotischen Druckes und

---

1) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 236.

2) Pfeffer, l. c. p. 170, 172, 196 etc.

3) Ueber verschiedene Ursachen der Turgorschwankung vgl. Bd. II, p. 376, 453.

4) Ueber die zum Theil sehr geringen Wärmetönungen bei derartigen Spaltungen vgl. Bd. II, p. 846 und die dort citirte Literatur.

5) Ueber die Arbeitsleistungen bei dem Ausdehnen der Gase ist das Nöthige in den Lehrbüchern der Physik zu finden. Vgl. auch Rodewald, Bericht. d. botan. Gesellschaft 1892, p. 83. Aus den im Text Gesagten ist zu ersehen, dass die Annahme

der hiervon abhängigen Arbeitsfähigkeit in der wachsenden Zelle erfordert also einen entsprechenden Nachschub von osmotisch wirkender Substanz, der thatsächlich durch die regulatorische Lenkung der Productionsthätigkeit erzielt wird (II, p. 880).

Bei einer Arbeitsleistung durch die osmotische Energie (z. B. bei der plastischen Vergrösserung der Zellwand, bei dem Fortschieben eines Widerstands etc. wird aber, in analoger Weise wie bei der Arbeitsleistung durch die Ausdehnung eines Gases, Wärme in Arbeit umgesetzt. Da dieses aber bekanntlich durch einen endothermen Vorgang geschieht, der Abkühlung und damit eine Ausgleichung der Temperaturerniedrigung durch Uebergang von Wärme aus der Umgebung zur Folge hat, so ist es für die Realisirung der osmotischen Arbeitsleistungen im Organismus ohne Belang, ob die Pflanze selbstthätig Wärme producirt oder nicht, ob also die Pflanze etwas wärmer oder (in Folge der Transpiration) etwas kühler ist als die Umgebung [1]. Uebrigens wird auch durch die Transpiration unter Abkühlung, also durch Ueberführung von Wärme in Arbeit, eine Potentialdifferenz geschaffen, durch welche die welke Pflanze bei Zufuhr von Wasser zu Arbeitsleistungen befähigt wird.

Aus dem Mitgetheilten ist leicht zu ersehen, dass die energetische Leistungsfähigkeit eines Stoffes nicht schlechthin durch seine Verbrennungswärme bemessen wird [2], und dass die Reihenfolge der Umwandlungen für die Ausnutzung im Dienste des Organismus nicht gleichgiltig ist. Denn einmal hängt die osmotische Leistung von der Zahl der Molecüle, aber in keiner Weise von dem Gehalt an chemischer Energie ab, der durch die Verbrennungswärme bemessbar ist, und demgemäss kommt die osmotische Leistungsfähigkeit auch allen denjenigen löslichen Körpern zu, die nicht weiter verbrennbar sind. Ferner wird ein Stoff in höherem Grade physiologisch nutzbar gemacht, wenn er erst verathmet wird, nachdem er zuvor zu osmotischen Leistungen benutzt worden ist. Soll aber durch einen Körper gleichzeitig ein (bleibender) osmotischer Druck und eine möglichst hohe Wärmebildung erzielt werden, so wird es am vortheilhaftesten sein (da die Kohlensäure entweicht), wenn die physiologische Verbrennung nur bis zur Bildung von solchen nichtflüchtigen Stoffen fortschreitet, denen bei möglichst geringer Verbrennungswärme eine hohe osmotische Leistung zukommt. So würde z. B., wenn 1 Molecül Glycose bei der Oxydation 3 Molecüle Oxalsäure liefert, die osmotische Leistung verdreifacht und doch zugleich der grösste Theil der disponibeln chemischen Energie in Wärme verwandelt werden [3].

Rodewald's nicht richtig ist, nach der der mechanische Werth der Verbrennungswärme eines Körpers immer ansehnlicher sein muss, als seine osmotische Leistungsfähigkeit, und dass Körper, die in der Zelle nicht zerspalten werden, keine osmotische Arbeit leisten können. Bei dieser letzteren Annahme ist unter anderm auch übersehen, dass Stoffe voraussichtlich auch durch eine active Bethätigung des Organismus eine Anhäufung in einer Zelle erfahren können.

1) Pfeffer, l. c. p. 170. — Wir lassen hier ausser Acht, dass sich der osmotische Druck mit der Temperatur in demselben Verhältniss verändert wie der Gasdruck.

2) Abgesehen davon, dass die physiologische Bedeutung eines Stoffes von dessen chemischer Qualität abhängt.

3) Pfeffer, l. c. p. 173, 197; Rodewald, l. c.

Durch die **Oberflächenenergie** (II, p. 878) wird bekanntlich die Gestaltung von Flüssigkeitstropfen beherrscht (II, § 137). Jedoch ist, wie früher (II, p. 715, 727) dargethan wurde, noch nicht entschieden, ob und in wie weit z. B. die amöboiden Bewegungen und die Protoplasmaströmung durch die selbstthätige Variation der Oberflächenspannung (eventuell in Verbindung mit Cohäsionswechsel und anderen Factoren) erzielt werden, und ob z. B. bei dem Zustandekommen der Vacuolenpulsation (II, p. 732) Variationen der Oberflächenspannung mitwirken. Ebenso ist noch nicht aufgeklärt, in wie weit regulatorische Veränderungen der Oberflächenspannung benutzt werden, um die mannigfachen Gestaltungs- und Bewegungsvorgänge im Inneren des Protoplasten auszuführen (II, § 140).

Die an der Oberfläche entwickelte Flächenenergie ist indess nicht im Stande, bei einem festen Körper eine Formänderung zu bewirken. Da aber mit der Zerlegung eines Körpers in kleine Partikel die Oberfläche gewaltig vergrössert wird, tritt unter diesen Umständen die Oberflächenenergie in den Vordergrund, und es ist desshalb zu verstehen, dass sich bei einem quellungsfähigen Körper das Wasser (oder eine andere Flüssigkeit) mit sehr grosser Energie zwischen die kleinen und kleinsten Theilchen eindrängt und diese auseinander treibt[1]). Uebrigens wurde schon früher darauf hingewiesen, dass es sich bei der Adsorption von Wasser oder gelösten Stoffen um Vorgänge handelt, die auf dem Grenzgebiet von Chemie und Physik liegen[2]). In der That wird man z. B. gewisse Adsorptionsvorgänge, je nach der Auffassung, als physikalische oder chemische Processe ansehen können. Ferner mögen manche Quellungen in derselben Weise zu Stande kommen wie die sog. festen Lösungen (I, p. 60).

Es wurde auch bereits früher (I, § 12) angedeutet, dass die Quellung, überhaupt die Oberflächenenergie, auf verschiedene Weise modificirt wird, und dass durch die Quellung gewaltige Leistungen vollbracht werden können. Factisch ist aber z. B. noch nicht sichergestellt, ob und in welcher Weise die Bewegungen der Cilien u. s. w. durch die Oberflächenenergie vermittelt werden (II, p. 719). In jedem Falle steht aber die physiologische Bethätigung der Oberflächenenergie in analoger Abhängigkeit von dem Gesammtgetriebe, wie die Leistungen durch die osmotische Energie (II, p. 882). Es ist auch ohne weiteres klar, dass der energetische Aufwand bei der Production eines Körpers, sowie der chemische Energieinhalt eines Stoffes keinen Maassstab für den mechanischen Werth der Leistungen abgeben können, die dieser Körper durch die Variation der Oberflächenspannung etc. zu vollbringen vermag. Uebrigens sind die Imbibitionsbewegungen der Grannen von Erodium etc. (II, § 106) Beispiele dafür, dass durch die Entziehung des Quellungswassers (durch Transpiration etc.) ansehnliche Bewegungen erzielt werden und zugleich die Schaffung einer Potentialdifferenz, die ermöglicht, dass bei der Wiederzufuhr des Imbibitionswassers mit grosser Energie eine Bewegung ausgeführt wird.

---

1) Ueber Quellung u. s. w. vgl. Bd. I, § 12.

2) Bd. I, p. 63; Pfeffer, Studien z. Energetik 1892, p. 178.

der hiervon abhängigen Arbeitsfähigkeit in der wachsenden Zelle erfordert also einen entsprechenden Nachschub von osmotisch wirkender Substanz, der thatsächlich durch die regulatorische Lenkung der Productionsthätigkeit erzielt wird (II, p. 880).

Bei einer Arbeitsleistung durch die osmotische Energie (z. B. bei der plastischen Vergrösserung der Zellwand, bei dem Fortschieben eines Widerstands etc. wird aber, in analoger Weise wie bei der Arbeitsleistung durch die Ausdehnung eines Gases, Wärme in Arbeit umgesetzt. Da dieses aber bekanntlich durch einen endothermen Vorgang geschieht, der Abkühlung und damit eine Ausgleichung der Temperaturerniedrigung durch Uebergang von Wärme aus der Umgebung zur Folge hat, so ist es für die Realisirung der osmotischen Arbeitsleistungen im Organismus ohne Belang, ob die Pflanze selbstthätig Wärme producirt oder nicht, ob also die Pflanze etwas wärmer oder (in Folge der Transpiration) etwas kühler ist als die Umgebung [1]). Uebrigens wird auch durch die Transpiration unter Abkühlung, also durch Ueberführung von Wärme in Arbeit, eine Potentialdifferenz geschaffen, durch welche die welke Pflanze bei Zufuhr von Wasser zu Arbeitsleistungen befähigt wird.

Aus dem Mitgetheilten ist leicht zu ersehen, dass die energetische Leistungsfähigkeit eines Stoffes nicht schlechthin durch seine Verbrennungswärme bemessen wird [2]), und dass die Reihenfolge der Umwandlungen für die Ausnutzung im Dienste des Organismus nicht gleichgiltig ist. Denn einmal hängt die osmotische Leistung von der Zahl der Molecüle, aber in keiner Weise von dem Gehalt an chemischer Energie ab, der durch die Verbrennungswärme bemessbar ist, und demgemäss kommt die osmotische Leistungsfähigkeit auch allen denjenigen löslichen Körpern zu, die nicht weiter verbrennbar sind. Ferner wird ein Stoff in höherem Grade physiologisch nutzbar gemacht, wenn er erst verathmet wird, nachdem er zuvor zu osmotischen Leistungen benutzt worden ist. Soll aber durch einen Körper gleichzeitig ein (bleibender) osmotischer Druck und eine möglichst hohe Wärmebildung erzielt werden, so wird es am vortheilhaftesten sein (da die Kohlensäure entweicht), wenn die physiologische Verbrennung nur bis zur Bildung von solchen nichtflüchtigen Stoffen fortschreitet, denen bei möglichst geringer Verbrennungswärme eine hohe osmotische Leistung zukommt. So würde z. B., wenn 1 Molecül Glycose bei der Oxydation 3 Molecüle Oxalsäure liefert, die osmotische Leistung verdreifacht und doch zugleich der grösste Theil der disponibeln chemischen Energie in Wärme verwandelt werden [3]).

Rodewald's nicht richtig ist, nach der der mechanische Werth der Verbrennungswärme eines Körpers immer ansehnlicher sein muss, als [illegible] Leistungsfähigkeit, und dass Körper, die in der Zelle nicht zerspalt[illegible] osmotische Arbeit leisten können. Bei dieser letzteren [illegible] [illegible]sehen, dass Stoffe voraussichtlich auch [illegible] Organismus eine Anhäufung in einer Zelle erfahren k[illegible]

1) Pfeffer, l. c. p. 170. — Wir lass[illegible] osmotische Druck mit der Tem[illegible] in demselben [illegible] [illegible]druck.

2) Abgese[illegible] die ph[illegible] von der chemischer Qua[illegible]

3) Pfeffe[illegible] [illegible]7; R[illegible]

Durch die Ober[illegible]
von Flüssigk[illegible]
745, 727 [illegible]
die amöboiden [illegible]
Variation [illegible]



§ 165. Fortsetzung.

Chemische Energie. Aus den vorausgegangenen Betrachtungen ist zu ersehen, dass durch die Production und Anhäufung von Stoffen, also vermittelst des chemischen Umsatzes (des chemischen Energiewechsels), in mannigfacher Weise Potentialdifferenzen geschaffen werden, die den Organismus befähigen, Arbeitsleistungen mit Hilfe der osmotischen- oder der Oberflächen-Energie zu vollbringen[1]). Bei diesen und anderen Vorgängen kann dann auch durch endotherme Processe Wärme in Arbeit verwandelt werden. Durch die Production von (freier) Wärme und die hierdurch erzeugte calorische Potentialdifferenz wird dagegen wohl eine Abgabe der Wärme an die Umgebung verursacht, aber keine physiologische Thätigkeit erweckt, durch welche (analog wie bei der Dampfmaschine) Wärme in Arbeit transformirt wird.

In wie weit mechanische Leistungen direct durch die chemische Energie vollbracht werden, ist auch in rein physikalischer Hinsicht noch nicht genügend aufgeklärt. Indess darf man wohl die Zerreissungen und Zusammenfügungen der Molecüle bei chemischen Umsetzungen als Arbeitsleistungen durch die Bethätigung der chemischen Energie ansprechen. Eine directe Arbeitsleistung durch chemische Energie kann man ferner dann annehmen, wenn ein Körper, unter Ueberwindung und Fortschieben der entgegentretenden mechanischen Widerstände, durch den chemischen Process gebildet und zur Ausscheidung gebracht wird[2]). Ein solcher Vorgang lässt sich freilich auch als eine Bethätigung der Ausscheidungsenergie (der Volumenergie, vgl. II, p. 877) ansehen, und zu dieser Auffassung wird man dann genöthigt, wenn die Production des Stoffes und die Arbeitsleistung durch die Ausscheidung des erzeugten Stoffes zeitlich oder auch räumlich getrennt vor sich gehen, gleichviel ob die Eindrängung und Ausscheidung durch Auskrystallisiren, durch Adsorptionswirkung, durch die von dem Bestehenden ausgehenden Affinitäten oder auf andere Weise veranlasst und ausgeführt wird. Wie dem auch sei, jedenfalls spielen derartige Vorgänge im Organismus eine grosse Rolle. Denn wenn das Protoplasma und seine Organe wachsen, so geschieht dieses dadurch, dass neue Massentheile incorporirt werden. Hierbei handelt es sich aber offenbar um complicirte Processe, bei denen voraussichtlich chemische Umsetzungen, Oberflächenenergie (incl. Adsorption), chemische Affinitäten des Bestehenden u. s. w. in verschiedener Weise zusammenwirken und auf diese Weise erzielen, dass das Hinzukommende sich entweder den schon bestehenden Organelementen (oder Molecülcomplexen) anlagert oder einlagert (II, p. 29). Ebenso handelt es sich bei dem Intussusceptionswachsthum der Zellhaut um Processe, bei denen auch die von den schon bestehenden Hauttheilen ausgehenden Wirkungen eine wesentliche

---

1) Ich sehe hier von der elektrischen Energie ab, da es noch nicht entschieden ist, ob und in wie weit diese in der Pflanze zu Leistungen nutzbar gemacht wird. Vgl. Bd. II, § 161, 162.

2) Siehe Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 174.

Rolle spielen (II, p. 30). Uebrigens ist bekannt und auch schon erwähnt, dass durch derartige Eindrängungen, mögen sie durch chemische Energie, oder durch Adsorptionsenergie oder Ausscheidungs-Energie bedingt sein, sehr hohe mechanische Leistungen erzielbar sind (I, p. 63; II, p. 29).

Da sich der Pflanzenkörper annähernd auf die Temperatur der Umgebung einstellt, so hat die physiologische Wärmeproduction keine entscheidende formale Bedeutung. Denn für das Gedeihen ist es nicht wesentlich, ob die Pflanze 0,2 C. wärmer ist als die Luft, und factisch entwickelt sich die Pflanze auch dann normal, wenn sie in Folge der abkühlenden Wirkung der Transpiration vorübergehend oder dauernd ein wenig kühler ist, als das umgebende Medium (vgl. II, p. 831). Wenn nun auch die Sauerstoffathmung wohl stets mit einer Wärmeproduction verknüpft ist, so kann man doch nicht fordern, dass eine solche unter allen Umständen für das Fortkommen einer Pflanze nothwendig ist, und es wurde bereits (II, p. 845) darauf hingewiesen, dass möglicherweise auch anaerobe Organismen existiren, deren Betriebsstoffwechsel als Gesammtsumme eine negative Wärmetönung ergiebt. Factisch kann man auf Grund unserer derzeitigen Erfahrungen nicht behaupten, dass das Fortkommen einer Pflanze ohne Wärmeproduction im Betriebsstoffwechsel unmöglich sei. Für alle die physiologischen Wirkungen aber, die durch die Vermittelung der producirten Stoffe erzielt werden, muss es einerlei sein, ob die chemischen Processe, aus denen diese Körper hervorgingen, unter negativer oder positiver Wärmetönung verliefen. Vielleicht sind aber die mit positiver Wärmebildung verknüpften Umsetzungen thatsächlich ökologisch vortheilhafter, weil im Allgemeinen am leichtesten die unter Wärmebildung verlaufenden chemischen Reactionen eintreten, d. h. diejenigen, bei denen unter Austritt von Wärme die Gesammtentropie zunimmt[1]).

Unter allen Umständen ist aber der Stoffwechsel (der chemische Energiewechsel) aus den schon angeführten Gründen eine unerlässliche Voraussetzung für die Realisirung und die Fortdauer der vitalen Thätigkeit, die erfahrungsgemäss auch im ausgewachsenen Organismus zum Stillstand kommt, wenn der Betriebsstoffwechsel aufhört. Bildlich kann man diese im Organismus obwaltenden Beziehungen etwa mit einer Fabrik vergleichen, in der alle Arbeitsleistungen durch ein und dieselbe Dampfmaschine betrieben werden, in der also die Arbeitsthätigkeit und die Arbeitsbefähigung aufhören, sobald das Feuer unter dem Kessel der Dampfmaschine erlischt. So lange aber diese im Gang ist, bleiben die mit der Maschine verketteten Wellen und Transmissionen auch dann in Thätigkeit, bleibt also die Befähigung zu Arbeitsleistungen auch dann erhalten, wenn in der Fabrik die disponible Betriebsenergie während kürzerer oder längerer Zeit nicht zu den normalen Arbeitsleistungen benutzt wird. Falls dann in diesem Zustand die Energie, die zur Ueberwindung der Widerstände im maschinellen System aufgewandt wird, durch Reibung etc. in Wärme übergeht, wird die in dem ganzen Systeme (einschliesslich der Dampfmaschine) entwickelte Wärmemenge mit derjenigen übereinstimmen, die durch die Verbrennung der Kohle geliefert wird.

Der continuirliche Umsatz und der Verlust an chemischer Energie im Be-

---

1) Pfeffer, l. c. p. 188.

§ 165. Fortsetzung.

Chemische Energie. Aus den vorausgegangenen Betrachtungen ist zu ersehen, dass durch die Production und Anhäufung von Stoffen, also vermittelst des chemischen Umsatzes (des chemischen Energiewechsels), in mannigfacher Weise Potentialdifferenzen geschaffen werden, die den Organismus befähigen, Arbeitsleistungen mit Hilfe der osmotischen- oder der Oberflächen-Energie zu vollbringen[1]. Bei diesen und anderen Vorgängen kann dann auch durch endotherme Processe Wärme in Arbeit verwandelt werden. Durch die Production von (freier) Wärme und die hierdurch erzeugte calorische Potentialdifferenz wird dagegen wohl eine Abgabe der Wärme an die Umgebung verursacht, aber keine physiologische Thätigkeit erweckt, durch welche (analog wie bei der Dampfmaschine) Wärme in Arbeit transformirt wird.

In wie weit mechanische Leistungen direct durch die chemische Energie vollbracht werden, ist auch in rein physikalischer Hinsicht noch nicht genügend aufgeklärt. Indess darf man wohl die Zerreissungen und Zusammenfügungen der Molecüle bei chemischen Umsetzungen als Arbeitsleistungen durch die Bethätigung der chemischen Energie ansprechen. Eine directe Arbeitsleistung durch chemische Energie kann man ferner dann annehmen, wenn ein Körper, unter Ueberwindung und Fortschieben der entgegentretenden mechanischen Widerstände, durch den chemischen Process gebildet und zur Ausscheidung gebracht wird[2]. Ein solcher Vorgang lässt sich freilich auch als eine Bethätigung der Ausscheidungsenergie (der Volumenergie, vgl. II, p. 877) ansehen, und zu dieser Auffassung wird man dann genöthigt, wenn die Production des Stoffes und die Arbeitsleistung durch die Ausscheidung des erzeugten Stoffes zeitlich oder auch räumlich getrennt vor sich gehen, gleichviel ob die Eindrängung und Ausscheidung durch Auskrystallisiren, durch Adsorptionswirkung, durch die von dem Bestehenden ausgehenden Affinitäten oder auf andere Weise veranlasst und ausgeführt wird. Wie dem auch sei, jedenfalls spielen derartige Vorgänge im Organismus eine grosse Rolle. Denn wenn das Protoplasma und seine Organe wachsen, so geschieht dieses dadurch, dass neue Massentheile incorporirt werden. Hierbei handelt es sich aber offenbar um complicirte Processe, bei denen voraussichtlich chemische Umsetzungen, Oberflächenenergie (incl. Adsorption), chemische Affinitäten des Bestehenden u. s. w. in verschiedener Weise zusammenwirken und auf diese Weise erzielen, dass das Hinzukommende sich entweder den schon bestehenden Organelementen (oder Molecülcomplexen) anlagert oder einlagert (II, p. 29). Ebenso handelt es sich bei dem Intussusceptionswachsthum der Zellhaut um Processe, bei denen auch die von den schon bestehenden Hauttheilen ausgehenden Wirkungen eine wesentliche

---

1) Ich sehe hier von der elektrischen Energie ab, da es noch nicht entschieden ist, ob und in wie weit diese in der Pflanze zu Leistungen nutzbar gemacht wird. Vgl. Bd. II, § 161, 162.

2) Siehe Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 174.

Rolle spielen (II, p. 30). Uebrigens ist bekannt und auch schon erwähnt, dass durch derartige Eindrängungen, mögen sie durch chemische Energie, oder durch Adsorptionsenergie oder Ausscheidungs-Energie bedingt sein, sehr hohe mechanische Leistungen erzielbar sind (I, p. 63; II, p. 29).

Da sich der Pflanzenkörper annähernd auf die Temperatur der Umgebung einstellt, so hat die physiologische Wärmeproduction keine entscheidende formale Bedeutung. Denn für das Gedeihen ist es nicht wesentlich, ob die Pflanze 0,2 C. wärmer ist als die Luft, und factisch entwickelt sich die Pflanze auch dann normal, wenn sie in Folge der abkühlenden Wirkung der Transpiration vorübergehend oder dauernd ein wenig kühler ist, als das umgebende Medium (vgl. II, p. 831). Wenn nun auch die Sauerstoffathmung wohl stets mit einer Wärmeproduction verknüpft ist, so kann man doch nicht fordern, dass eine solche unter allen Umständen für das Fortkommen einer Pflanze nothwendig ist, und es wurde bereits (II, p. 845) darauf hingewiesen, dass möglicherweise auch anaerobe Organismen existiren, deren Betriebsstoffwechsel als Gesammtsumme eine negative Wärmetönung ergiebt. Factisch kann man auf Grund unserer derzeitigen Erfahrungen nicht behaupten, dass das Fortkommen einer Pflanze ohne Wärmeproduction im Betriebsstoffwechsel unmöglich sei. Für alle die physiologischen Wirkungen aber, die durch die Vermittelung der producirten Stoffe erzielt werden, muss es einerlei sein, ob die chemischen Processe, aus denen diese Körper hervorgingen, unter negativer oder positiver Wärmetönung verliefen. Vielleicht sind aber die mit positiver Wärmebildung verknüpften Umsetzungen thatsächlich ökologisch vortheilhafter, weil im Allgemeinen am leichtesten die unter Wärmebildung verlaufenden chemischen Reactionen eintreten, d. h. diejenigen, bei denen unter Austritt von Wärme die Gesammtentropie zunimmt[1]).

Unter allen Umständen ist aber der Stoffwechsel (der chemische Energiewechsel) aus den schon angeführten Gründen eine unerlässliche Voraussetzung für die Realisirung und die Fortdauer der vitalen Thätigkeit, die erfahrungsgemäss auch im ausgewachsenen Organismus zum Stillstand kommt, wenn der Betriebsstoffwechsel aufhört. Bildlich kann man diese im Organismus obwaltenden Beziehungen etwa mit einer Fabrik vergleichen, in der alle Arbeitsleistungen durch ein und dieselbe Dampfmaschine betrieben werden, in der also die Arbeitsthätigkeit und die Arbeitsbefähigung aufhören, sobald das Feuer unter dem Kessel der Dampfmaschine erlischt. So lange aber diese im Gang ist, bleiben die mit der Maschine verketteten Wellen und Transmissionen auch dann in Thätigkeit, bleibt also die Befähigung zu Arbeitsleistungen auch dann erhalten, wenn in der Fabrik die disponible Betriebsenergie während kürzerer oder längerer Zeit nicht zu den normalen Arbeitsleistungen benutzt wird. Falls dann in diesem Zustand die Energie, die zur Ueberwindung der Widerstände im maschinellen System aufgewandt wird, durch Reibung etc. in Wärme übergeht, wird die in dem ganzen Systeme (einschliesslich der Dampfmaschine) entwickelte Wärmemenge mit derjenigen übereinstimmen, die durch die Verbrennung der Kohle geliefert wird.

Der continuirliche Umsatz und der Verlust an chemischer Energie im Be-

1) Pfeffer, l. c. p. 188.

§ 165. Fortsetzung.

Chemische Energie. Aus den vorausgegangenen Betrachtungen ist zu ersehen, dass durch die Production und Anhäufung von Stoffen, also vermittelst des chemischen Umsatzes (des chemischen Energiewechsels), in mannigfacher Weise Potentialdifferenzen geschaffen werden, die den Organismus befähigen. Arbeitsleistungen mit Hilfe der osmotischen- oder der Oberflächen-Energie zu vollbringen[1]). Bei diesen und anderen Vorgängen kann dann auch durch endotherme Processe Wärme in Arbeit verwandelt werden. Durch die Production von (freier) Wärme und die hierdurch erzeugte calorische Potentialdifferenz wird dagegen wohl eine Abgabe der Wärme an die Umgebung verursacht, aber keine physiologische Thätigkeit erweckt, durch welche (analog wie bei der Dampfmaschine) Wärme in Arbeit transformirt wird.

In wie weit mechanische Leistungen direct durch die chemische Energie vollbracht werden, ist auch in rein physikalischer Hinsicht noch nicht genügend aufgeklärt. Indess darf man wohl die Zerreissungen und Zusammenfügungen der Molecüle bei chemischen Umsetzungen als Arbeitsleistungen durch die Bethätigung der chemischen Energie ansprechen. Eine directe Arbeitsleistung durch chemische Energie kann man ferner dann annehmen, wenn ein Körper, unter Ueberwindung und Fortschieben der entgegentretenden mechanischen Widerstände, durch den chemischen Process gebildet und zur Ausscheidung gebracht wird[2]). Ein solcher Vorgang lässt sich freilich auch als eine Bethätigung der Ausscheidungsenergie (der Volumenergie, vgl. II, p. 877) ansehen, und zu dieser Auffassung wird man dann genöthigt, wenn die Production des Stoffes und die Arbeitsleistung durch die Ausscheidung des erzeugten Stoffes zeitlich oder auch räumlich getrennt vor sich gehen, gleichviel ob die Eindrängung und Ausscheidung durch Auskrystallisiren, durch Adsorptionswirkung, durch die von dem Bestehenden ausgehenden Affinitäten oder auf andere Weise veranlasst und ausgeführt wird. Wie dem auch sei, jedenfalls spielen derartige Vorgänge im Organismus eine grosse Rolle. Denn wenn das Protoplasma und seine Organe wachsen, so geschieht dieses dadurch, dass neue Massentheile incorporirt werden. Hierbei handelt es sich aber offenbar um complicirte Processe, bei denen voraussichtlich chemische Umsetzungen, Oberflächenenergie (incl. Adsorption), chemische Affinitäten des Bestehenden u. s. w. in verschiedener Weise zusammenwirken und auf diese Weise erzielen, dass das Hinzukommende sich entweder den schon bestehenden Organelementen (oder Molecülcomplexen) anlagert oder einlagert (II, p. 29). Ebenso handelt es sich bei dem Intussusceptionswachsthum der Zellhaut um Processe, bei denen auch die von den schon bestehenden Hauttheilen ausgehenden Wirkungen eine wesentliche

---

1) Ich sehe hier von der elektrischen Energie ab, da es noch nicht entschieden ist, ob und in wie weit diese in der Pflanze zu Leistungen nutzbar gemacht wird. Vgl. Bd. II, § 161, 162.

2) Siehe Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 174.

Rolle spielen (II, p. 30). Uebrigens ist bekannt und auch schon erwähnt, dass durch derartige Eindrängungen, mögen sie durch chemische Energie, oder durch Adsorptionsenergie oder Ausscheidungs-Energie bedingt sein, sehr hohe mechanische Leistungen erzielbar sind (I, p. 63; II, p. 29).

Da sich der Pflanzenkörper annähernd auf die Temperatur der Umgebung einstellt, so hat die physiologische Wärmeproduction keine entscheidende formale Bedeutung. Denn für das Gedeihen ist es nicht wesentlich, ob die Pflanze 0,2 C. wärmer ist als die Luft, und factisch entwickelt sich die Pflanze auch dann normal, wenn sie in Folge der abkühlenden Wirkung der Transpiration vorübergehend oder dauernd ein wenig kühler ist, als das umgebende Medium (vgl. II, p. 831). Wenn nun auch die Sauerstoffathmung wohl stets mit einer Wärmeproduction verknüpft ist, so kann man doch nicht fordern, dass eine solche unter allen Umständen für das Fortkommen einer Pflanze nothwendig ist, und es wurde bereits (II, p. 845) darauf hingewiesen, dass möglicherweise auch anaerobe Organismen existiren, deren Betriebsstoffwechsel als Gesammtsumme eine negative Wärmetönung ergiebt. Factisch kann man auf Grund unserer derzeitigen Erfahrungen nicht behaupten, dass das Fortkommen einer Pflanze ohne Wärmeproduction im Betriebsstoffwechsel unmöglich sei. Für alle die physiologischen Wirkungen aber, die durch die Vermittelung der producirten Stoffe erzielt werden, muss es einerlei sein, ob die chemischen Processe, aus denen diese Körper hervorgingen, unter negativer oder positiver Wärmetönung verliefen. Vielleicht sind aber die mit positiver Wärmebildung verknüpften Umsetzungen thatsächlich ökologisch vortheilhafter, weil im Allgemeinen am leichtesten die unter Wärmebildung verlaufenden chemischen Reactionen eintreten, d. h. diejenigen, bei denen unter Austritt von Wärme die Gesammtentropie zunimmt[1]).

Unter allen Umständen ist aber der Stoffwechsel (der chemische Energiewechsel) aus den schon angeführten Gründen eine unerlässliche Voraussetzung für die Realisirung und die Fortdauer der vitalen Thätigkeit, die erfahrungsgemäss auch im ausgewachsenen Organismus zum Stillstand kommt, wenn der Betriebsstoffwechsel aufhört. Bildlich kann man diese im Organismus obwaltenden Beziehungen etwa mit einer Fabrik vergleichen, in der alle Arbeitsleistungen durch ein und dieselbe Dampfmaschine betrieben werden, in der also die Arbeitsthätigkeit und die Arbeitsbefähigung aufhören, sobald das Feuer unter dem Kessel der Dampfmaschine erlischt. So lange aber diese im Gang ist, bleiben die mit der Maschine verketteten Wellen und Transmissionen auch dann in Thätigkeit, bleibt also die Befähigung zu Arbeitsleistungen auch dann erhalten, wenn in der Fabrik die disponible Betriebsenergie während kürzerer oder längerer Zeit nicht zu den normalen Arbeitsleistungen benutzt wird. Falls dann in diesem Zustand die Energie, die zur Ueberwindung der Widerstände im maschinellen System aufgewandt wird, durch Reibung etc. in Wärme übergeht, wird die in dem ganzen Systeme (einschliesslich der Dampfmaschine) entwickelte Wärmemenge mit derjenigen übereinstimmen, die durch die Verbrennung der Kohle geliefert wird.

Der continuirliche Umsatz und der Verlust an chemischer Energie im Be-

1) Pfeffer, l. c. p. 188.

§ 165. Fortsetzung.

Chemische Energie. Aus den vorausgegangenen Betrachtungen ist zu ersehen, dass durch die Production und Anhäufung von Stoffen, also vermittelst des chemischen Umsatzes (des chemischen Energiewechsels), in mannigfacher Weise Potentialdifferenzen geschaffen werden, die den Organismus befähigen, Arbeitsleistungen mit Hilfe der osmotischen- oder der Oberflächen-Energie zu vollbringen[1]). Bei diesen und anderen Vorgängen kann dann auch durch endotherme Processe Wärme in Arbeit verwandelt werden. Durch die Production von (freier) Wärme und die hierdurch erzeugte calorische Potentialdifferenz wird dagegen wohl eine Abgabe der Wärme an die Umgebung verursacht, aber keine physiologische Thätigkeit erweckt, durch welche (analog wie bei der Dampfmaschine) Wärme in Arbeit transformirt wird.

In wie weit mechanische Leistungen direct durch die chemische Energie vollbracht werden, ist auch in rein physikalischer Hinsicht noch nicht genügend aufgeklärt. Indess darf man wohl die Zerreissungen und Zusammenfügungen der Molecüle bei chemischen Umsetzungen als Arbeitsleistungen durch die Bethätigung der chemischen Energie ansprechen. Eine directe Arbeitsleistung durch chemische Energie kann man ferner dann annehmen, wenn ein Körper, unter Ueberwindung und Fortschieben der entgegentretenden mechanischen Widerstände, durch den chemischen Process gebildet und zur Ausscheidung gebracht wird[2]). Ein solcher Vorgang lässt sich freilich auch als eine Bethätigung der Ausscheidungsenergie (der Volumenergie, vgl. II, p. 877) ansehen, und zu dieser Auffassung wird man dann genöthigt, wenn die Production des Stoffes und die Arbeitsleistung durch die Ausscheidung des erzeugten Stoffes zeitlich oder auch räumlich getrennt vor sich gehen, gleichviel ob die Eindrängung und Ausscheidung durch Auskrystallisiren, durch Adsorptionswirkung, durch die von dem Bestehenden ausgehenden Affinitäten oder auf andere Weise veranlasst und ausgeführt wird. Wie dem auch sei, jedenfalls spielen derartige Vorgänge im Organismus eine grosse Rolle. Denn wenn das Protoplasma und seine Organe wachsen, so geschieht dieses dadurch, dass neue Massentheile incorporirt werden. Hierbei handelt es sich aber offenbar um complicirte Processe, bei denen voraussichtlich chemische Umsetzungen, Oberflächenenergie (incl. Adsorption), chemische Affinitäten des Bestehenden u. s. w. in verschiedener Weise zusammenwirken und auf diese Weise erzielen, dass das Hinzukommende sich entweder den schon bestehenden Organelementen (oder Molecülcomplexen) anlagert oder einlagert (II, p. 29). Ebenso handelt es sich bei dem Intussusceptionswachsthum der Zellhaut um Processe, bei denen auch die von den schon bestehenden Hauttheilen ausgehenden Wirkungen eine wesentliche

---

1) Ich sehe hier von der elektrischen Energie ab, da es noch nicht entschieden ist, ob und in wie weit diese in der Pflanze zu Leistungen nutzbar gemacht wird. Vgl. Bd. II, § 161, 162.

2) Siehe Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 174.

Rolle spielen (II, p. 30). Uebrigens ist bekannt und auch schon erwähnt, dass durch derartige Eindrängungen, mögen sie durch chemische Energie, oder durch Adsorptionsenergie oder Ausscheidungs-Energie bedingt sein, sehr hohe mechanische Leistungen erzielbar sind (I, p. 63; II, p. 29).

Da sich der Pflanzenkörper annähernd auf die Temperatur der Umgebung einstellt, so hat die physiologische Wärmeproduction keine entscheidende formale Bedeutung. Denn für das Gedeihen ist es nicht wesentlich, ob die Pflanze 0,2 C. wärmer ist als die Luft, und factisch entwickelt sich die Pflanze auch dann normal, wenn sie in Folge der abkühlenden Wirkung der Transpiration vorübergehend oder dauernd ein wenig kühler ist, als das umgebende Medium (vgl. II, p. 831). Wenn nun auch die Sauerstoffathmung wohl stets mit einer Wärmeproduction verknüpft ist, so kann man doch nicht fordern, dass eine solche unter allen Umständen für das Fortkommen einer Pflanze nothwendig ist, und es wurde bereits (II, p. 845) darauf hingewiesen, dass möglicherweise auch anaerobe Organismen existiren, deren Betriebsstoffwechsel als Gesammtsumme eine negative Wärmetönung ergiebt. Factisch kann man auf Grund unserer derzeitigen Erfahrungen nicht behaupten, dass das Fortkommen einer Pflanze ohne Wärmeproduction im Betriebsstoffwechsel unmöglich sei. Für alle die physiologischen Wirkungen aber, die durch die Vermittelung der producirten Stoffe erzielt werden, muss es einerlei sein, ob die chemischen Processe, aus denen diese Körper hervorgingen, unter negativer oder positiver Wärmetönung verliefen. Vielleicht sind aber die mit positiver Wärmebildung verknüpften Umsetzungen thatsächlich ökologisch vortheilhafter, weil im Allgemeinen am leichtesten die unter Wärmebildung verlaufenden chemischen Reactionen eintreten, d. h. diejenigen, bei denen unter Austritt von Wärme die Gesammtentropie zunimmt[1]).

Unter allen Umständen ist aber der Stoffwechsel (der chemische Energiewechsel) aus den schon angeführten Gründen eine unerlässliche Voraussetzung für die Realisirung und die Fortdauer der vitalen Thätigkeit, die erfahrungsgemäss auch im ausgewachsenen Organismus zum Stillstand kommt, wenn der Betriebsstoffwechsel aufhört. Bildlich kann man diese im Organismus obwaltenden Beziehungen etwa mit einer Fabrik vergleichen, in der alle Arbeitsleistungen durch ein und dieselbe Dampfmaschine betrieben werden, in der also die Arbeitsthätigkeit und die Arbeitsbefähigung aufhören, sobald das Feuer unter dem Kessel der Dampfmaschine erlischt. So lange aber diese im Gang ist, bleiben die mit der Maschine verketteten Wellen und Transmissionen auch dann in Thätigkeit, bleibt also die Befähigung zu Arbeitsleistungen auch dann erhalten, wenn in der Fabrik die disponible Betriebsenergie während kürzerer oder längerer Zeit nicht zu den normalen Arbeitsleistungen benutzt wird. Falls dann in diesem Zustand die Energie, die zur Ueberwindung der Widerstände im maschinellen System aufgewandt wird, durch Reibung etc. in Wärme übergeht, wird die in dem ganzen Systeme (einschliesslich der Dampfmaschine) entwickelte Wärmemenge mit derjenigen übereinstimmen, die durch die Verbrennung der Kohle geliefert wird.

Der continuirliche Umsatz und der Verlust an chemischer Energie im Be-

1) Pfeffer, l. c. p. 188.

triebsstoffwechsel erfordert natürlich, dass sowohl bei der aeroben, als auch bei der anaeroben Thätigkeit einmal die hemmende Anhäufung der Zerfallsproducte vermieden wird (I, p. 493), und dass ferner geeignetes Betriebsmaterial in zureichender Menge in den Organismus gelangt, gleichviel ob dasselbe von Aussen aufgenommen oder im Organismus durch die photosynthetische Ausnutzung der Energie der Sonnenstrahlen aus Kohlensäure und Wasser gebildet wird. Es ist aber von hohem Interesse, dass zwar in der Regel, jedoch nicht ausnahmslos, organische Kohlenstoffverbindungen verathmet werden. Denn bei den Nitrit- und Nitratbacterien wird durch die Oxydation von Ammoniak oder Nitrit, bei den Schwefelbacterien durch die Oxydation von Schwefel und Schwefelwasserstoff auf chemosynthetischem Wege einmal die nöthige organische Nahrung hergestellt und ausserdem vielleicht die gesammte generelle Betriebsenergie gewonnen[1]). Wenn dieses zutrifft, wenn also die organischen Kohlenstoffverbindungen im wesentlichen zu Bauzwecken, die genannten anorganischen Körper aber zum Gewinn der Betriebsenergie benutzt und verarbeitet werden, so ist wohl zu erwarten, dass gerade durch das Studium derartiger Organismen ein tieferer Einblick in diese besonderen, aber doch zusammengreifenden Functionen gewonnen werden kann (vgl. Bd. I, p. 552).

Durch die nähere Berücksichtigung dieser Organismen wird sich, worauf ebenfalls schon hingewiesen wurde, vielleicht auch die Frage entscheiden lassen, ob bei der Athmung dauernd Eiweissmolecüle etc. zertrümmert und regenerirt werden, oder ob schon durch die feine Vertheilung im Protoplasma die Bedingungen für die physiologische Oxydation hergestellt werden[2]). Die bisherigen Erfahrungen gestatten keine bestimmte Entscheidung, doch ist nicht einzusehen, warum die Realisirung und die physiologische Bethätigung der Athmung nicht in der zuletzt genannten Weise möglich sein soll. Der Umstand, dass bei dem anaeroben Leben der Hefe, der Buttersäurebacterien etc. die zureichende Betriebsenergie aus der intracellularen Zerspaltung des Zuckers stammt, die durch ein isolirbares Enzym bewirkt wird[3]), spricht dafür, dass die in dem Protoplasma vertheilten Zuckermolecüle (ohne chemische Bindung) zertrümmert werden.

In wie weit in dem verwickelten und in correlativer Verkettung arbeitenden Getriebe des Organismus die einzelnen Arbeitsleistungen durch chemische, osmotische, Oberflächen-Energie etc. vollbracht werden, ist nicht sicher ermittelt. Aber auch dann, wenn direct durch die chemische Energie keine Arbeit oder nur ein kleiner Bruchtheil derselben geleistet wird, so bleibt doch der Umsatz der chemischen Energie in dem (aeroben oder anaeroben) Betriebsstoffwechsel die erste und unerlässliche Bedingung für die Bethätigung des Lebens (vgl. Bd. I, p. 578). Ebenso sind alle Arbeitsleistungen einer Fabrik von der durch die

---

1) Vgl. Bd. I, § 50, 63 u. p. 531. Ferner A. Nathansohn, Mittheil. a. d. zoolog. Station zu Neapel 1902, Bd. 15, p. 655, nach dessen Studien keine Kohlensäure im Athmungsprocess gewisser aerober Bacterien gebildet wird, die ihre Kohlenstoffnahrung mit Hilfe der Oxydation von Thiosulfat chemosynthetisch formiren.

2) Vgl. Bd. I, p. 552, 578; Nathansohn, l. c. p. 678.

3) Siehe Bd. I, p. 559, sowie die neueren Forschungen, die bei Buchner, Die Zymasegährung 1903, zusammengestellt sind.

Verbrennung der Kohle activirten chemischen Energie auch dann abhängig, wenn diese durch die Vermittelung der Dampfmaschine zunächst in elektrische Energie transformirt wird, mit deren Hilfe dann erst die einzelnen Mechanismen in Gang gesetzt werden[1]). Uebrigens ist die ausgedehnte Ausnutzung der chemischen Energie im Organismus und in der Technik desshalb besonders zweckentsprechend, weil jene eine ausgezeichnete, leicht activirbare Dauerform und zudem eine besonders concentrirte Form der Energie vorstellt, die es gestattet, in einem kleinen Raum einen grossen nutzbaren Energievorrath unterzubringen.

Durch die Kenntniss der Differenz zwischen dem calorischen Werthe der activirten chemischen Energie und der in einem Organismus oder in einem Maschinengetriebe real entstehenden Wärmesumme wird natürlich nur angezeigt, wie viel von der activirten chemischen Energie schliesslich nicht in Wärme transformirt wurde. Damit ist aber nichts über die vielleicht sehr mannigfaltigen Operationen und Transformationen ausgesagt, die durchlaufen wurden, und die sowohl in einem Mechanismus, wie in einem Organismus, auch dann durchlaufen werden können, wenn endlich die gesammte oder fast die gesammte activirte chemische Energie in Wärme übergeführt wird.

Das Wesen des Innengetriebes kann also nicht einfach durch calorimetrische Untersuchungen aufgedeckt werden, obgleich diesen bei dem Studium bestimmter Fragen ein hervorragender Werth zukommt[2]). Allerdings ist bei solchen Studien eine sehr grosse Genauigkeit selbst dann nicht zu erreichen, wenn die entstehende Wärmemenge sehr exact bestimmbar ist. Denn eine genaue Ermittelung des Wärmewerthes der activirten chemischen Energie ist zumeist nicht möglich, weil sich einmal die Qualität und Quantität der Stoffe, die der Verbrennung anheimfallen, nicht correct präcisiren lässt, und weil die Oxydation nicht immer gleichweit fortschreitet, so dass sich die activirte chemische Energie aus dem Verbrauch von Sauerstoff und der Production von Kohlensäure nicht exact berechnen lässt[3]).

Andererseits sind wir nicht im Stande, direct den Wärmewerth der mechanischen und anderweitigen Leistungen im Organismus mit genügender Sicherheit festzustellen. Beachtet man ferner das hohe mechanische Aequivalent der Wärme, so ist es klar, dass selbst eine sehr ansehnliche Arbeitsleistung im Organismus oder durch den Organismus nur eine geringe Abnahme der Wärmeproduction zur Folge haben wird. Jedoch ist schon (II, p. 885) angedeutet worden, dass unter Umständen die gesammte in dem lebensthätigen Organismus activirte chemische Energie in der Form von Wärme auftreten kann. Ein solches Resultat wurde in der That von Rodewald mit Aepfeln und Kohlrabi in Versuchen erhalten, die allerdings der Natur der Sache nach mit gewissen Fehler-

---

1) Vgl. II, p. 876. Die Herstellung von nutzbaren Potentialdifferenzen macht es begreiflich, dass im Mechanismus, und ebenso im Organismus, einzelne Partialfunctionen eine gewisse Zeit nach dem Erlöschen des Feuers, bezw. nach der Sistirung der normalen Athmung (durch Entziehung des Sauerstoffs), fortgesetzt werden. Vgl. Bd. I, p. 581.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. 1892, p. 201.

3) Vgl. Bd. II, p. 838.

quellen behaftet sind (II, p. 832). Die Differenzen, welche Bonnier in seinen Versuchen mit Keimpflanzen zwischen der real producirten und der nach dem Sauerstoffconsum oder der Kohlensäureproduction berechneten Wärmemenge fand, dürften, wie bereits (II, p. 833) bemerkt wurde, im wesentlichen durch die ungleich weit getriebene Verbrennung und die neben der Athmung herlaufenden, mit Wärmetönung verknüpften Processe verursacht worden sein.

Die gesammte in (freie) Wärme transformirte Energie wird natürlich allmählich an die Umgebung abgegeben. Dieser Verlust an Energie ist ganz unvermeidlich bei Organismen, deren Körper auf constanter, also im allgemeinen auf höherer Temperatur als die Umgebung gehalten werden soll (II, § 156—159). Das ist aber nicht die Aufgabe der poikilothermen Wesen, und sofern wir die Transpiration als eine Leistung des Organismus ansehen wollen, wird bei einer transpirirenden Pflanze, deren Körper tiefer temperirt ist als die Umgebung, die gesammte producirte Wärme im Dienste der Pflanze ausgenutzt. Sehen wir aber, wie es wohl correcter ist, von der Transpiration ab, so dürfte sich die Ausnutzung der activirten chemischen Energie zu mechanischen Leistungen bei den Pflanzen wohl ähnlich gestalten, wie bei den Thieren [1]).

Da aber sehr gewöhnlich die activirte chemische Energie ganz oder zum grössten Theil in eine äquivalente Wärmemenge umgesetzt zu werden scheint, so kann der Nmechanische utzeffect, mit Bezug auf die ganze Pflanze, nicht sehr hoch ausfallen. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass dieser Nutzeffect bei einzelnen Actionen, wie z. B. bei der Arbeitsleistung durch den Muskel oder durch den sich contrahirenden Staubfaden der Cynareen, günstiger ausfällt und voraussichtlich den Nutzeffect übertrifft, der mit einer Dampfmaschine oder einem Gasmotor erreichbar ist [2]). Uebrigens muss sich der mechanische Nutzeffect je nach der Inanspruchnahme, nach den obwaltenden Bedingungen u. s. w. verschieden gestalten. Im allgemeinen darf man erwarten, dass auch die Pflanze gegen höhere Widerstände sparsamer arbeitet, bezw. bei einer bestimmten Belastungsweise die maximale Leistung erzielt (II, p. 891). Der Umstand aber, dass mit der Temperatur die Athmung dauernd steigt, während die Wachsthumsthätigkeit nach Ueberschreiten der optimalen Temperatur verlangsamt wird (I, p. 579), ist ein Beispiel dafür, dass der mechanische Nutzeffect mit den Aussenbedingungen u. s. w. veränderlich ist.

Ich unterlasse es, auf diese und andere Probleme einzugehen, die ohnehin in Bezug auf vegetabilische Organismen noch keine gründliche Durcharbeitung erfahren haben. Jedoch mag darauf aufmerksam gemacht sein, dass man bei Maschinen die Leistungen des fertigen Mechanismus, ohne Rücksichtnahme auf die Mittel und den Aufwand bei der Herstellung, in das Auge zu fassen pflegt, während bei dem Organismus gerade der Aufbau und Ausbau des Körpers eine

---

1) Ueber die Leistungen der Pflanze vgl. Bd. II, p. 877. — Die Ausnutzung der Nahrung ist bei denjenigen Pflanzen, die nur Kohlensäure und Wasser nach Aussen abgeben, natürlich vollkommener, als bei den Thieren und solchen Pflanzen, bei denen als Endproducte des Betriebsstoffwechsels noch weiter verbrennbare Stoffe entstehen und ausgeschieden werden. Vgl. Bd. I, § 96—98.

2) Vgl. über diese Fragen die Lehrbücher der Physik und der Thierphysiologie, sowie z. B. Traité d. physique biologique publié par d'Arsonval etc. 1901, Bd. I, p. 982.

der Hauptaufgaben bilden (Pfeffer, l. c. p. 168). Soweit diese Gesammtleistung in dem Gewicht der producirten Körpermasse einen Ausdruck findet, fällt der öconomische Coefficient, d. h. das Verhältniss zwischen verbrauchter Nahrung und producirter Körpermasse, wiederum je nach den obwaltenden Bedingungen, verschieden aus (I, p. 374). Da aber der Nährwerth von der chemischen Constitution eines Körpers abhängt, so ist eine generelle, nur durch den Verbrennungswerth bemessene, isodynamische Vertretung der Stoffe unmöglich[1]). Eine solche ist indess im allgemeinen dann zu erwarten, wenn man die in der physiologischen Verbrennung benutzbaren Stoffe nur in Bezug auf die calorische Leistung im Organismus untersucht[2]).

§ 166. Specielle Fälle.

Soweit die physiologischen Vorgänge genügend aufgeklärt sind, lässt sich an der Hand der allgemeinen Erörterungen in § 163—165 auch der betreibende Energiewechsel in den Hauptzügen übersehen. Da aber bei der Darlegung der einzelnen Actionen die energetische Seite nicht einseitig in den Vordergrund treten konnte, so dürfte es zweckmässig sein, an einigen Beispielen, in Anlehnung an die frühere Behandlung des Gegenstandes (in Bd. I u. II), in gedrängter Kürze darzulegen, dass die energetische Bethätigung in physiologischen Processen stets in Verkettung mit dem Gesammtgetriebe vorbereitet, veranlasst, regulatorisch gelenkt und ausgeführt wird.

Stoffaufnahme und Stoffwanderung[3]). Durch eine jede Störung des Gleichgewichts wird stets eine rein physikalische Diffusionsbewegung verursacht, die sich also ohne eine directe Arbeitsleistung des Organismus vollzieht. Dieser hat somit nur die Concentrationsdifferenz zu schaffen, für deren physikalische Wirkung es natürlich einerlei ist, ob die Herstellung der Potentialdifferenz (durch Stoffumsatz etc.) im Organismus unter Gewinn oder unter Verlust von Energie ausgeführt wird. Da aber die Diffusionsbewegung nur langsam fortschreitet, so sind mechanische Strömungs- und Mischungsbewegungen in allen Fällen von Bedeutung, in welchen es auf genügend schnelle Zufuhr oder Abfuhr von Stoffen ankommt. Demgemäss wird die an die Scholle gebannte Pflanze, bei völliger Ruhe der Luft oder des umgebenden Wassers, von einem in grosser Verdünnung gebotenen Stoffe nicht so viel in der Zeiteinheit gewinnen können, als es dann möglich ist, wenn durch die Bewegung der Luft oder des Wassers immer neue Stofftheilchen herbeigeführt werden.

Durch diese Bewegungen in der Umgebung wird auch die Kohlensäure zu den Blättern der Krone eines hohen Baumes befördert, in der also, mit der Anhäufung der durch die Kohlensäureassimilation gewonnenen Substanz,

---

1) Vgl. Bd. I, p. 580 u. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, p. 258.

2) Siehe hierüber Rubner, Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung 1902. Vgl. auch F. Mares, Biolog. Centralbl. 1902, Bd. 22, p. 282.

3) Die thatsächlichen Unterlagen etc. sind in Bd. I, Kap. IV, V und X zu finden. Vgl. ferner diesen Bd. p. 880, sowie Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 268.

ein dem Gewicht dieser Masse entsprechender potentieller Energievorrath gesammelt wird, ohne dass die Pflanze eine Arbeit für die Hebung dieser Masse zu leisten hätte. Das ist auch der Fall, wenn ein von der Wurzel aufgenommener Stoff durch die Diffusionsbewegung befördert wird, in Verbindung mit den Massenströmungen, die in der Pflanze rein physikalisch (durch Temperaturdifferenzen, mechanische Beugungen etc.)[1]) erzeugt werden. In gleicher Weise wird natürlich eine jede physiologische Strömungs- und Mischungsthätigkeit auch dann wirken, wenn eine vitale Bethätigung zur Erzielung einer ausreichenden Beförderung nicht nothwendig ist. Die vitale Thätigkeit dürfte indess in bestimmten Fällen wesentlich oder auch ganz unentbehrlich sein, so z. B. bei der Beförderung von todten Stoffen oder lebendiger Masse durch die Plasmaverbindungen in Siebröhren und anderen Zellen.

Bei diesen, wie bei allen folgenden Betrachtungen ist aber nicht zu vergessen, dass wir den functionirenden, lebendigen Apparat, sowie die physiologischen Thätigkeiten, durch welche die Erhaltung und die Veränderungen des lebenden Apparates und die Herstellung der Potentialdifferenzen besorgt werden, als gegeben voraussetzen. Ferner ist es möglich, dass nicht nur bei dem Verschlingen einer Beute, sondern z. B. auch bei der Löslichmachung (Verdauung) durch Secrete, in manchen Fällen vielleicht auch bei der Aufnahme gelöster Stoffe in den Protoplasten (vgl. Bd. I, p. 89), eine active physiologische Bethätigung im Spiele sein kann.

Wasserbewegung[2]). Durch die Senkung des Turgors, also auch durch die Transpiration, wird in jedem Falle eine Potentialdifferenz geschaffen, die eine nach den wasserärmeren Zellen und Geweben gerichtete Wasserbewegung hervorruft. Ob nun die Wasserbewegung in den auf weite Strecken befördernden Leitbahnen direct durch die besagte Potentialdifferenz betrieben wird, oder ob anderweitige physikalische oder physiologische Energiemittel in Thätigkeit treten, das wird sich erst sagen lassen, wenn die Mechanik des Wassertransportes in den Leitbahnen aufgeklärt ist.

Durch eine physiologische Bethätigung wird aber das Bluten erzielt, dessen Zustandekommen ebenfalls noch nicht aufgehellt ist. Dagegen sind die näheren Factoren präcisirt, die den Wasseraustritt bei Nectarien bewirken. Denn dieser wird durch die extracellulare Anhäufung (also durch die plasmolytische Wirkung) von Zucker oder von anderen gelösten Stoffen verursacht. Die Pflanze hat also nur für die Anhäufung des Zuckers und für die Unterhaltung dieser Potentialdifferenz zu sorgen, für deren (physikalische) Wirkung es natürlich ohne Belang ist, ob der Zucker durch die Metamorphose der Zellhaut, durch Secretion aus Zellen oder auf andere Weise herbeigeschafft wurde.

Wachsthumsarbeit. Wir wollen nun einen Blick auf die Aussenarbeit wachsender Organe werfen, erinnern aber zuvor daran, dass das Flächenwachsthum der Zellhaut nicht immer in derselben Weise ausgeführt wird. Denn bei

1) Hierher gehört auch die Wasserbewegung in der Pflanze insofern und insoweit dieselbe ohne vitale Bethätigung zu Stande kommt.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 258 und dieses Buch, Bd. I, Kap. VI.

dem plastischen Wachsen wird die Zellwand durch eine von Aussen auf sie einwirkende Dehnkraft, d. h. durch die Turgorenergie, passiv (plastisch) ausgezogen, während bei dem activen Wachsthum die Wachsthumsarbeit durch die Ausscheidungsenergie, d. h. durch die auf irgend eine Weise erzielte Einlagerung (Intussusception) von Substanztheilchen geleistet wird[1].

Tritt aber der Zelle oder dem Zellcomplex eine Widerlage entgegen, so wird gegen diese allmählich ein sehr ansehnlicher Druck dadurch entwickelt, dass die Zellhaut fortfährt in die Fläche zu wachsen, so dass der Turgordruck (der osmotische Druck des Zellinhalts), der zuvor die Zellhaut spannte, mehr und mehr gegen die Widerlage gelenkt wird. Mit der totalen Entspannung der Zellhaut ist dann der höchste erreichbare Aussendruck hergestellt, der entweder dem schon zuvor vorhandenen Turgordruck entspricht oder höher als dieser ausfällt, wenn, wie es bei gewissen Objecten zutrifft, die mechanische Hemmung eine Steigerung des Turgors veranlasst. Allerdings vermag der Aussendruck nur bei zartwandigen Geweben die Turgorenergie nicht wesentlich zu überschreiten, während bei dickwandigen Geweben, deren Zellhaut bei einem Compressionsdruck nicht so leicht ausbiegt, durch das active Flächenwachsthum der Membran eine höhere Aussenleistung zu Stande kommen kann und vielleicht in gewissen Fällen zu Stande kommt[2].

Nachdem allmählich die Druckleistung die Höhe des äusseren Gegendruckes erreicht und überschritten hat, wird die bis dahin mechanisch gehemmte Zuwachsbewegung wieder aufgenommen, und nunmehr wird bei dem Fortschieben der Widerlage eine durch das Product aus Last und Wegstrecke bemessene Arbeit geleistet. Während aber bei mässiger Last die frühere Wachsthumsschnelligkeit ganz oder nahezu eingehalten wird, tritt mit der Erhöhung der Inanspruchnahme mehr und mehr eine Verlangsamung der Wachsthumsschnelligkeit ein. Die Pflanze vermag also ihre Arbeitsthätigkeit zu steigern, denn eine Steigerung dieser ist ja nöthig, um, neben der fortdauernden, internen Wachsthumsarbeit, einen entgegentretenden Widerstand vor sich herzuschieben. Es liegen hier analoge Verhältnisse vor, wie bei einem Menschen, welcher, neben dem stets zur eigenen Fortbewegung nothwendigen Energieaufwand, seine Arbeitsleistung entsprechend steigern muss, wenn er, nach dem Aufladen einer Last, auf derselben Wegstrecke in derselben Zeit auf eine Anhöhe gelangen will. Ebenso wie die Pflanze besitzt auch der Mensch, sowie eine jede Maschine, eine begrenzte Leistungsfähigkeit, und bei genügendem Widerstand wird ein Fortbewegen unmöglich. Bei etwas geringerem Widerstand aber muss der Gang verlangsamt, d. h. die für eine bestimmte Wegstrecke nöthige Zeit verlängert werden, um mit den zur Verfügung stehenden Mitteln vorwärts kommen zu können. In diesem Sinne ist auch die Abnahme der Wachsthumsschnelligkeit der Pflanze bei Zunahme des Widerstandes aufzufassen.

Die Aussenarbeit muss aber bei einer bestimmten Inanspruchnahme den Maximalwerth erreichen, da jene sowohl Null wird, wenn ein Widerstand fehlt, als auch dann, wenn dieser die Realisirung der Zuwachsbewegung

---

1) Vgl. Bd. II, p. 30, 884.

2) Näheres über dies und das Folgende in Bd. II, p. 144 und bei Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen 1893.

verhindert. Uebrigens ist es klar, dass es sich auch bei diesen Vorgängen um regulatorische Reactionen handelt, durch die erzielt wird, dass die der Pflanze zur Verfügung stehenden Energiemittel, da wo es nöthig ist, zu Aussenleistungen nutzbar gemacht werden. Der nummerische Werth dieser ist aber natürlich kein Maassstab für die interne Arbeitsleistung bei der Ausführung des Wachsthums, das ohnehin mit gleicher Intensität fortgesetzt wird, wenn eine immerhin schon ansehnliche, aber nicht zu hohe Aussenleistung hinzukommt[1]).

Die entwickelten Gesichtspunkte gelten ebensogut für eine einzelne Zelle, wie für einen aus gleichartigen oder differenten Zellen gebildeten Zell- und Gewebecomplex[2]). Denn in einem Gewebeverband bilden die langsamer oder die nicht mehr wachsenden Complexe die Widerlage, welche durch die Aussenarbeit der nach schnellerem Wachsthum strebenden Gewebe in Zugspannung versetzt wird. Die Verhältnisse gestalten sich nur insofern complicirter, als die Widerlage aus lebendigen und reactionsfähigen Geweben besteht, die, wenigstens in den noch nicht ausgewachsenen Organen, selbst noch wachsthumsfähig sind. Infolgedessen wird dann, wenn dem ganzen Organe durch eine Widerlage die fernere Vergrösserung unmöglich gemacht ist, das Wachsthum der negativ gespannten Gewebe fortgesetzt, und je nachdem auf diese Weise die negative Spannung theilweise oder ganz schwindet, wird die von den activen (positiv gespannten) Geweben ausgehende Wirkung auf die Widerlage übertragen. Wenn dann fernerhin auch die Turgorenergie der zuvor negativ gespannten Gewebe in der gewöhnlichen Weise gegen die Widerlage gelenkt wird, so ist klar, dass bei völliger Entspannung aller Zellhäute der theoretisch mögliche Aussendruck auch von solchen Organen ausgeübt wird, in denen normalerweise eine hohe Gewebespannung besteht. Dieses Ziel wird unter anderm bei der Hemmung der geotropischen Krümmung der Grasknoten erreicht, während bei vielen Pflanzen die Gewebespannung im Gipsverband nicht gänzlich schwindet.

In jedem Falle werden nach der Beseitigung der Widerlage die bisherigen Spannungsverhältnisse nicht nur in Gewebecomplexen hergestellt, sondern auch bei der einzelnen Zelle, deren Wandung nun wiederum im vollen Maasse durch die Turgorenergie in Zugspannung versetzt wird. Da aber ein solcher Wechsel. z. B. bei dem Durchbrechen einer Widerlage, sehr plötzlich eintreten kann, so ist es wichtig, dass während der äusseren Arbeitsleistungen die Zellwände dauernd diejenige Cohäsion bewahren, die ihnen erlaubt, der höchsten Inanspruchnahme durch den Turgor widerstehen zu können.

In derselben Weise wird auch bei krümmungsthätigen Organen die Energie für die oft sehr ansehnliche Aussenleistung gewonnen. Denn wie wir früher hörten, vermögen sich viele horizontal gelegte Sprosse auch dann geotropisch aufzurichten, wenn sie ausser dem Eigengewicht eine 4- bis 30 mal grössere Last zu heben haben. Unter diesen Umständen wird dann eine erhebliche, bei einer mässigeren Steigerung der Inanspruchnahme aber keine oder nur eine geringe Verlangsamung der Krümmungsbewegung beobachtet[3]).

Natürlich setzt eine solche Leistung eine genügende Tragfähigkeit des

1) Pfeffer, l. c. 1893, p. 330, 419.
2) Pfeffer, l. c. 1893, p. 379, 400, 426; dieses Buch, Bd. II, p. 38, 72.
3) Siehe Bd. II, p. 657 und die dort citirte Literatur.

Sprosses voraus, denn eine Wurzel oder ein anderes Organ, das bei dem Auftreffen auf eine Widerlage leicht ausbiegt, vermag keinen hohen Druck auszuüben (Bd. II, p. 659, 674). Wird aber das Ausbiegen durch eine entsprechende Widerlage unmöglich gemacht, so kann eine Wurzel, ebensogut wie ein tragfähig gebauter Spross, einen hohen Aussendruck entwickeln, der sogar bis zum Sprengen von Steinen anschwillt (II, p. 145). Das Hervorbrechen der Sprosse aus einem zähen Boden, das Sprengen fester Samenschalen, das Ueberwinden des Widerstandes der Rinde, sowie die Intensität der Gewebespannung sind weitere Beispiele für die Entwickelung einer hohen Aussenleistung durch die physiologische Wachsthumsthätigkeit [1]).

Die Schnellbewegungen der Staubfäden von Parietaria, der aufspringenden Früchte von Impatiens, Momordica u. s. w. sind ferner Beispiele dafür, dass durch die physiologische Aussenleistung der wachsenden Organe Spannungen geschaffen werden, die eine plötzliche Activirung gestatten [2]). Dabei ist aber zu beachten, dass die Pflanze nicht nur diese potentielle Energie herstellt, sondern auch (analog wie für das Abfallen des Apfels etc. II, § 62) selbstregulatorisch dafür sorgt, dass diese Spannungen zu einer gewissen Zeit ohne oder durch einen äusseren Anstoss ausgelöst werden. Da aber die schnellenden Gewebe niemals in vollkommener Weise elastisch sind, so ist es schon desshalb unmöglich, dass der volle Betrag der activirten potentiellen Energie zum Fortschleudern von Samen etc. (zur Wurfbewegung) nutzbar gemacht wird [3]).

In diesen und ähnlichen Fällen ist nur eine einmalige Action möglich, weil die durch die Wachsthumsthätigkeit geschaffene Spannung (potentielle Energie) nicht wieder regenerirt wird. Durch die regulatorische Wiederherstellung der Spannungen sind aber die Staubfäden der Cynareen, die Gelenke des Blattes von Mimosa pudica u. s. w. zur Wiederholung der Reizbewegung befähigt, die im wesentlichen darauf beruht, dass durch eine plötzliche Turgorsenkung eine schnelle Contraction der elastischen Wandungen ermöglicht wird, die dann durch die Wiederherstellung des Turgors von neuem gedehnt und gespannt werden [4]). In dieser regulatorischen Wiederherstellung, sowie in der plötzlichen Senkung des Turgors treten uns physiologische Operationen entgegen, durch deren Vermittlung die osmotische Energie, bezw. die durch diese erzielten Spannungen (potentielle Energie), im Dienste des Organismus nutzbar gemacht werden.

Durch die Zurückführung auf den Antagonismus zwischen der Spannung der (constant) elastischen Zellhaut und der Variation des Turgors (der osmotischen Energie) sind die energetischen Factoren präcisirt, die den besagten Reactionen zunächst zu Grunde liegen. Für den mechanischen Erfolg ist es

---

1) Siehe Pfeffer, l. c. 1893. — Ueber das Eindringen von Pilzen u. s. w. vgl. ferner Bd. I, p. 360; II, p. 585.

2) Siehe Bd. II, § 106. Die durch den Wechsel der Imbibitionsverhältnisse erzielten Bewegungen lebender und todter Organe lassen wir hier ausser Acht. Vgl. übrigens auch Bd. II, p. 880.

3) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 239.

4) Näheres Bd. II, § 91, 92. Vgl. auch Bd. II, p. 375. Ob bei den autonomen und nyctinastischen Variationsbewegungen nur der Turgor oder auch die Elasticität der Zellhaut variirt, ist noch nicht sicher entschieden. Vgl. Bd. II, § 82, 103.

einerlei, wie im näheren der Turgor regenerirt und die plötzliche Senkung der Turgorspannung herbeigeführt wird. Das Hervorpressen von Wasser ist aber erst eine Folge dieser Turgorsenkung, und in jedem Falle kann also die Zelle sich nur dann schnell contrahiren, wenn sie eine genügend schnelle Druckfiltration des Wassers gestattet.

Die Contractionsenergie (die der osmotischen Arbeitsleistung bei der Spannung der Zellhäute entspricht) ist aber ebenso ansehnlich wie bei Muskeln. Denn bei diesen wird die durch eine Reizung ausgelöste Contractionsenergie durch 1—10 Kilo, bei den Staubfäden der Cynareen durch ca. 5 Kilo pro 1 cm^2 Querschnitt äquilibrirt [1]). Da aber diese animalischen und vegetabilischen Gebilde bei der Contraction in physikalischer Hinsicht im wesentlichen wie gespannte elastische Körper wirken, so ist es auch klar, dass die maximale Aussenleistung dann erzielt wird, wenn die Belastung während der Contraction maximal ist, d. h. wenn sie so regulirt wird, dass sie mit der Verkürzung dauernd abnimmt [2]).

Denn wenn die Contractionsenergie zu Beginn oder in irgend einer Phase der Contraction nicht voll ausgenutzt wird, oder wenn durch eine bleibende Belastung bewirkt wird, dass sich der elastische Körper nicht völlig contrahirt, so geht ein entsprechender Theil der nutzbaren Energie für die Aussenarbeit verloren. Ebenso wird bei der activen Wiederverlängerung des Staubfadens etc. die höchste Aussenarbeit dann geleistet, wenn man durch eine Widerlage die angestrebte Verlängerung so lange verhindert, bis der volle Turgordruck wiederhergestellt ist, und wenn man dann die Ausdehnung unter allmählicher Entlastung vor sich gehen lässt. Eine solche Abnahme der nutzbaren Aussenenergie mit der Verlängerung tritt natürlich nicht bei einem wachsenden Organe ein, das vermöge seiner selbstregulatorischen Thätigkeit während der Fortbewegung einer Last dauernd denselben Aussendruck ausübt.

Die hohe Contractions- und Expansionsenergie ermöglicht den Staubfäden der Cynareen, den Blättern von Mimosa etc. (analog wie den geotropisch reagirenden Organen) (II, p. 657), neben dem eigenen Körpergewicht eine ansehnliche Last zu heben. Nach. Schilling [3]) kehrt sogar das gereizte Blatt von Mimosa pudica auch dann völlig in die gewöhnliche Lage zurück (vgl. Fig. 48, Bd. II, p. 433), wenn das statische Moment, welches normalerweise in dem primären Gelenk wirksam ist, durch das Anhängen einer Last auf das 2—4 fache gesteigert wird. Es hängt dieses offenbar damit zusammen, dass durch die Abweichung von

---

1) Pfeffer, Studien zur Energetik 1892, p. 238.

2) Pfeffer, l. c. 1892, p. 236. Analoges gilt für die Arbeitsleistung durch die Ausdehnung oder die Zusammenziehung eines comprimirten bezw. eines unter negativem Druck stehenden Gases; vgl. Bd. II, p. 881. — Ob die geringe Zunahme der Wärmeproduction bei der Reizcontraction des Blattgelenks von Mimosa pudica durch eine chemische Reaction oder durch die mechanischen Reibungen etc. des austretenden Wassers u. s. w. bewirkt wird, ist noch nicht entschieden. Vgl. Bd. II, p. 454 Anm.

3) A. J. Schilling, Der Einfluss von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen d. Blattgelenke von Mimosa pudica 1895, p. 11. Vgl. auch diesen Bd. II, p. 507. Die Causalität dieser Verhältnisse ist übrigens durch die Untersuchungen Schilling's nicht genügend aufgeklärt, die auch unentschieden lassen, in wie weit ein solches Reactionsvermögen bei anderen Bewegungsgelenken ausgebildet ist.

der normalen (stationären) Lage, wie das allgemein der Fall ist (II, § 119), Reactionen erweckt werden, die auf die Wiederherstellung dieser Gleichgewichtslage (Eigenrichtung) hinarbeiten. So ist es auch zu verstehen, dass das Blatt ebenso dann in die normale Lage zurückkehrt, wenn es durch das Anhängen eines Gewichts, unter Vermeidung einer Reizung, ein wenig ausgebogen wird.

So weitgehend wie bei den Staubfäden der Cynareen etc. sind die maassgebenden mechanischen Factoren z. B. weder in Bezug auf die Bewegungen der Cilien (II, p. 722), noch in Bezug auf die Bewegungen der Muskeln aufgeklärt, die wir als animalische Gebilde nicht zu behandeln haben.

Autorenregister zu Band I und II.

D.

E.

I.

J.

N.

O.

T.

Sachregister zu Band I und II.

J.

K.

L.

N.

O.

S.

T.

U.

X.

Z.

Druckfehlerberichtigungen.

Band I.

p. 81, Anm. 2 lies Hansteen statt Hanstein.
p. 103 letzte Zeile lies Fig. 9 statt Fig. 6.
p. 280, Zeile 9 von oben ist hinter 1265000 zu setzen Million.
p. 348, Anm. 1 lies 1886 statt 1866.
p. 407, Anm. 1 lies Bd. 20 statt Bd. 30.
p. 414, Zeile 8 von unten lies 1,15 Proc. statt 1,7 Proc.
p. 415, Zeile 2 von oben lies 11,5 Proc. statt 17 Proc.
p. 436, Zeile 16 von oben, sowie in der Ueberschrift auf p. 438, 440 etc. lies Bau- statt Bau.
p. 454, Zeile 18 von oben lies Phenylalanin statt Phenylabanin.
p. 498, Anm. 7 lies Bd. 4 statt Bd. 14.
p. 520, Zeile 6 von oben lies complexe statt complete.
p. 522, Zeile 13 von unten lies ein statt sein.
p. 563, Zeile 10 von oben muss es heissen: Die Befähigung zu einer Gährthätigkeit bedingt nicht,
p. 566, Zeile 28 von oben lies Kohlensäurereproduction statt Kohlensäurereduction.
p. 574, Anm. 4 lies 1883 statt 1893.

Band II.

p. 89, Zeile 4 von oben lies Brewer statt Creek.
p. 92, Anm. 2 lies Schübeler statt Schiebeler.
p. 122, Textzeile 3 von unten lies Hettlingen statt Heltlingen.
p. 142, Anm. 4 lies Jungner statt Junger.
p. 173, Anm. 1, Zeile 3 von oben lies Weisse statt Weise und Bd. 30 statt Bd. 31.
p. 237, Anm. 1, Zeile 4 von unten lies Ber. d. botan. Gesellsch. statt Botan. Ztg.
p. 266, Anm. 1 lies 1896 statt 1898.
p. 272, Anm. 2 lies Tagesperiode statt Jahresperiode.
p. 375, Textzeile 2 von unten lies II, § 137, statt II, 137.
p. 421, Zeile 22 von oben lies einseitig statt allseitig.
p. 426, Zeile 13 von oben lies das statt da.

Bei Hinweisen auf spätere Kapitel ist in Kap. I bis X zu setzen: Kap. XVI statt Kap. XVII; Kap. XV statt Kap. XVI; Kap. XIV statt Kap. XV.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Handbuch der Blütenbiologie

unter Zugrundelegung von **Hermann Müller's** Werk:
„Die Befruchtung der Blumen durch Insekten"

bearbeitet von

Dr. Paul Knuth

weiland Professor an der Ober-Realschule zu Kiel und korrespondierendem Mitgliede der botanischen Gesellschaft Dodonaea zu Gent.

I. Band:

Einleitung und Litteratur.

Mit 81 Abbildungen im Text und 1 Porträttafel.
gr. 8. 1898. *M* 10.—; in Halbfranz geb. *M* 12.40.

II. Band:

Die bisher in Europa und im arktischen Gebiet gemachten blütenbiologischen Beobachtungen.

1. Teil:

Ranunculaceae bis Compositae.

Mit 210 Abbildungen im Text und dem Porträt **Hermann Müller's.**
gr. 8. 1898. *M* 18.—;
in Halbfranz geb. *M* 21.—.

2. Teil:

Lobeliaceae bis Gnetaceae.

Mit 210 Abbildungen im Text, einem systematisch-alphabetischen Verzeichnis der blumenbesuchenden Tierarten und dem Register des II. Bandes.
gr. 8. 1899. *M* 18.—; in Halbfranz geb. *M* 21.—.

III. Band:

Die bisher in außereuropäischen Gebieten gemachten blütenbiologischen Beobachtungen.

Unter Mitwirkung von **Dr. Otto Appel,**

Regierungsrat, Mitglied der biologischen Abteilung am kaiserlichen Gesundheitsamt zu Berlin,

bearbeitet und herausgegeben von

Dr. Ernst Loew,

Professor am Königlichen Kaiser-Wilhelms-Realgymnasium zu Berlin.

1. Teil:

Cycadaceae bis Cornaceae.

Mit 141 Abbildungen im Text und dem Porträt **Paul Knuths.**
gr. 8. 1904. *M* 17.—; in Halbfranz geb. *M* 20.—.

Des **dritten** Bandes **zweiter** Teil wird im Herbst 1904 erscheinen und das Werk abschließen.

Aus den Besprechungen:

»Das Werk stellt nach Vollendung eine wahrhaft monumentale Erscheinung der biologischen Literatur dar; es wird ein unentbehrliches Nachschlagewerk des Blütenbiologen von Fach dauernd sein, ein unersetzlicher Ratgeber für den naturwissenschaftlichen Lehrer.« *(Dr. Smalian in der Zeitschrift f. Naturwissenschaften Bd. 71. 1899.)*

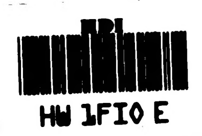
»Ref. wünscht dem verdienstlichen Buch baldige Fertigstellung und weite Verbreitung.« *(K. Goebel in der Flora 1898. Heft 3.)*

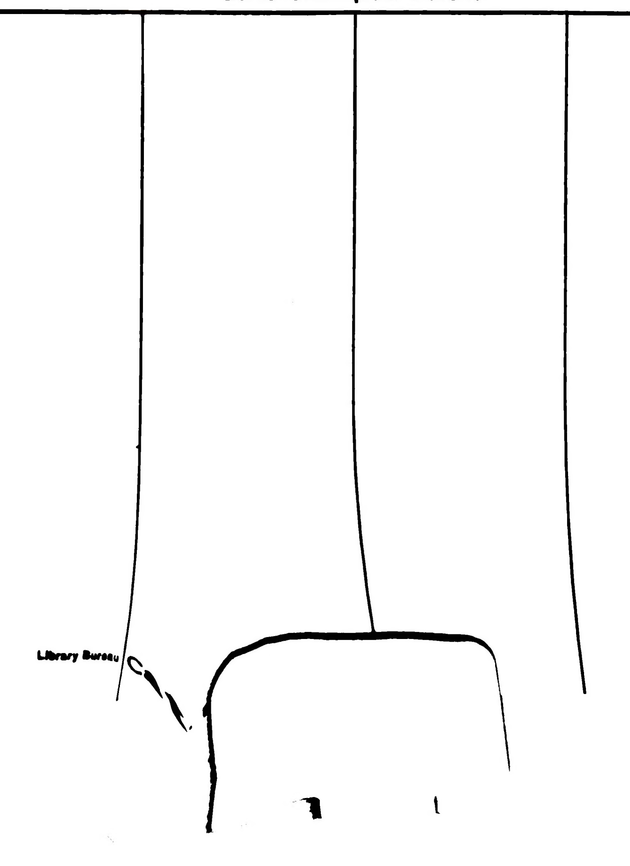
»Ein Werk, welches in seiner Art einzig dasteht und recht eigentlich als den Standpunkt der Blütenbiologie am Schlusse des gegenwärtigen Jahrhunderts bezeichnend betrachtet werden kann.« *(Gaea 1898. 10. Heft.)*

»Dr. Knuth ist to be congratulated on carrying out an excellent idea in a masterly manner.« *(Francis Darwin in der Nature Vol. 58. No. 1506 v. 8. Sept. 1898.)*

»Verf. hat sich der dankenswerten Aufgabe unterzogen, auf Grund des Hermann Müller'schen Buches selbst ein neues Handbuch der Blütenbiologie zu verfassen, in dem die ungeheuere Fülle der bisherigen Beobachtungen nach modernen Gesichtspunkten zusammengestellt und verarbeitet wird — ein schwieriges Unternehmen, das aber, nach den beiden vorliegenden Teilen zu urteilen, in vorzüglicher Weise gelungen ist.« *(Ludwig (Greiz) im Botanischen Centralblatt. Bd. 75. 1898.)*

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





Library Bureau

